

SÉRIE A, N° 876

N° D'ORDRE

1679

# THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

**M. MASCRÉ**

PHARMACIEN DES HOPITAUX DE PARIS

PRÉPARATEUR A LA FACULTÉ DE PHARMACIE DE PARIS

**1<sup>re</sup> THÈSE.** — RECHERCHES SUR LE DÉVELOPPEMENT DE L'ANTHÈRE CHEZ LES SOLANACÉES (CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE L'ASSISE NOURRICIÈRE DU POLLEN).

**2<sup>e</sup> THÈSE.** — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 30 Mai 1921 devant la Commission d'Examen.

|                       |                 |
|-----------------------|-----------------|
| MM. G. BONNIER. . . . | Président.      |
| PRUVOT. . . . .       | } Examinateurs. |
| JAVILLIER. . . . .    |                 |

PARIS

IMPRIMERIE DE LA COUR D'APPEL

L. MARETHEUX, Directeur

1, RUE CASSETTE, 1

1921



SÉRIE A, N° 876

N° D'ORDRE

1679

# THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

**M. MASCRÉ**

PHARMACIEN DES HOPITAUX DE PARIS

PRÉPARATEUR A LA FACULTÉ DE PHARMACIE DE PARIS

**1<sup>re</sup> THÈSE.** — RECHERCHES SUR LE DÉVELOPPEMENT DE L'ANTHÈRE CHEZ LES SOLANACÉES (CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE L'ASSISE NOURRICIÈRE DU POLLEN).

**2<sup>e</sup> THÈSE.** — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 30 Mai 1921 devant la Commission d'Examen.



MM. G. BONNIER. . . . . *Président.*  
PRUVOT. . . . . } *Examineurs.*  
JAVILLIER. . . . . }

PARIS

IMPRIMERIE DE LA COUR D'APPEL

L. MARETHEUX, Directeur

1, RUE CASSETTE, 1

1921

# FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

*Doyen* . . . . . MOLLIARD, *Profess.* Physiologie végétale.

*Doyen honoraire* . . . . P. APPELL.

*Professeurs honoraires.* { P. PUISEUX.  
VÉLAIN.  
BOUSSINESQ.  
BOUTY.

*Professeurs* . . . . . { LIPPMANN . . . . . Physique.  
E. PICARD . . . . . Analyse supérieure et algèbre supérieure.  
GASTON BONNIER . . . Botanique.  
KOENIGS . . . . . Mécanique physique et expérimentale.  
GOURSAT . . . . . Calcul différentiel et calcul intégral.  
HALLER . . . . . Chimie organique.  
JOANNIS . . . . . Chimie (Enseignement P. C. N.).  
JANET . . . . . Électrotechnique générale.  
WALLERANT . . . . . Minéralogie.  
ANDOYER . . . . . Astronomie.  
PAINLEVÉ . . . . . Mécanique analytique et Mécanique céleste.  
HAUG . . . . . Géologie.  
H. LE CHATELIER . . . Chimie générale.  
GABRIEL BERTRAND . . Chimie biologique.  
M<sup>me</sup> P. CURIE . . . . . Physique générale.  
CAULLERY . . . . . Zoologie (Evolution des êtres organisés).  
C. CHABRIÉ . . . . . Chimie appliquée.  
G. URBAIN . . . . . Chimie minérale.  
ÉMILE BOREL . . . . . Calcul des probabilités et Physique mathématique.  
MARCHIS . . . . . Aviation.  
JEAN PERRIN . . . . . Chimie physique.  
G. PRUVOT . . . . . Zoologie, anatomie, physiologie comparée.  
MATRUCHOT . . . . . Botanique.  
ABRAHAM . . . . . Physique.  
CARTAN . . . . . Mécanique rationnelle.  
CL. GUICHARD . . . . . Géométrie supérieure.  
LEBESGUE . . . . . Application de l'analyse à la géométrie.  
LAPICQUE . . . . . Physiologie.  
GENTIL . . . . . Géographie physique.  
VESSIOT . . . . . Calcul différentiel et calcul intégral.  
COTTON . . . . . Physique théorique et Physique céleste.  
DRACH . . . . . Mathématiques générales.  
C. FABRY . . . . . Physique.  
CHARLES PÉREZ . . . . Zoologie, anatomie, physiologie comparée.  
N. . . . . Histologie.

*Professeurs adjoints.* { LEDUC . . . . . Physique.  
HÉROUARD . . . . . Zoologie.  
LÉON BERTRAND . . . . Géologie.  
RÉMY PERRIER . . . . . Zoologie (Enseignement P. C. N.).  
LESPIEAU . . . . . Chimie.  
SAGNAC . . . . . Physique (Enseignement P. C. N.).  
RABAUD . . . . . Biologie générale.  
PORTIER . . . . . Physiologie.  
BLAISE . . . . . Chimie organique.  
PÉCHARD . . . . . Chimie (Enseignement P. C. N.).

*Secrétaire* . . . . . DANIEL TOMBECK.

A M. LE PROFESSEUR L. GUIGNARD

MEMBRE DE L'INSTITUT ET DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE  
DOYEN HONORAIRE DE LA FACULTÉ DE PHARMACIE DE PARIS  
COMMANDEUR DE LA LÉGION D'HONNEUR

*Témoignage de respectueuse reconnaissance.*



A M. LE PROFESSEUR GUÉRIN

PROFESSEUR A L'INSTITUT NATIONAL AGRONOMIQUE  
PROFESSEUR AGRÉGÉ A LA FACULTÉ DE PHARMACIE DE PARIS

*Hommage de sincère gratitude.*



A M. LE PROFESSEUR AGRÉGÉ GORIS

PHARMACIEN DES HOPITAUX DE PARIS  
CHEVALIER DE LA LÉGION D'HONNEUR

*Hommage d'affectueuse reconnaissance.*



RECHERCHES  
SUR LE  
DÉVELOPPEMENT DE L'ANTHÈRE  
CHEZ LES SOLANACÉES

(CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE L'ASSISE NOURRICIÈRE DU POLLEN)

---

INTRODUCTION

Le développement de l'étamine et, plus particulièrement, la formation du pollen, ont donné lieu à de très nombreux et souvent très importants travaux. L'étude de l'origine du pollen, esquissée par NAGELI <sup>(1)</sup> [1842] et par HOFMEISTER [1859-1861] <sup>(2)</sup>, a été complétée par WARMING [1873] <sup>(3)</sup>. C'est le travail fondamental de WARMING qui a servi de point de départ aux recherches ultérieures. Nous ne voulons pas exposer ici l'histoire entière de ces recherches; nous avons voulu étudier plus particulièrement l'évolution et le rôle de l'*assise nourricière* ou *tapis*; nous exposerons donc seulement ce qui concerne l'histoire de celui-ci.

Les recherches de MEYEN <sup>(4)</sup>, de MIRBEL <sup>(4)</sup>, de PURKINJE <sup>(4)</sup> sont les premières à considérer. La paroi des anthères, d'après ces auteurs, est composée de deux membranes; PURKINJE leur donne les noms d'*exothecium* et d'*endothecium*. La première correspond à l'épiderme

1. NAGELI (C.) : Zur Entwicklungsgeschichte des Pollens. Zurich, 1842.

2. HOFMEISTER (W.) : Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. *Jahr. Wiss. Bot.* **1**, 82-188, 1865.

3. WARMING (E.) : Untersuchungen über pollenbildende Phyllode und Kaulome. *Hanstein's Bot. Abhandl.*, **2**, 190, 1873.

4. Cités par CHATIN, *loc. cit.*

staminal, la seconde est constituée par l'ensemble des cellules fibreuses de PURKINJE (cellules découpées de MIRBEL, cellules à filets d'Adolphe DE CANDOLLE). CHATIN <sup>(1)</sup> précise l'existence d'une « troisième membrane » qui correspond à l'assise nourricière ou tapis. L'important travail de CHATIN constitue donc le point de départ de nos connaissances à ce sujet.

« A peu près inconnue jusqu'à ce jour, quoique aperçue par MIRBEL, « MEYEN, SCHLEIDEN, MOHL, WIMMEL, par MM. BRONGNIART, DUCHARTRE et « nécessairement par tous les botanistes qui ont étudié le développement du pollen, écrit CHATIN, la troisième membrane existe toujours dans le jeune âge des anthères. Plus tard (vers l'époque de la « maturation du pollen) elle disparaît généralement, ne laissant que « peu ou point de traces. C'est à la troisième membrane, sorte d'épiderme interne (quant au siège, non pour les fonctions) des valves de « l'anthère, que s'appliquerait, avec juste raison, le nom d'*endothecium*, donné depuis PURKINJE à la membrane moyenne, laquelle « doit aujourd'hui être dénommée *mesothecium*. »

CHATIN étudie la troisième membrane dans plusieurs centaines de plantes, constate « la grande uniformité avec laquelle se suivent les faits histologiques ». Les cellules qui la composent atteignent leur développement maximum au moment de la libération des jeunes grains de pollen. Puis elles se désorganisent et disparaissent, en général. La troisième membrane est remarquable par sa coloration, liée à celle du pollen. Ses parois sont généralement minces, fort délicates, non ponctuées, parfois notablement épaissies, par une sorte de compensation, lorsque les anthères ne possèdent pas de cellules fibreuses. Les cellules de la troisième membrane ont un riche contenu, parmi lequel CHATIN signale « avec des matières colorantes « variées, des corps gras souvent réunis en gouttelettes et chargés « de principes colorants, des substances azotées, du mucilage, du « sucre et de l'aléurone (?) ». Quant à sa fonction, « tout indique « qu'elle est la nourrice du pollen et sans doute aussi le réservoir où « les cellules de la seconde membrane puisent les éléments de leur « rapide transformation. »

Ainsi, CHATIN définit, avec une grande précision, ce qu'il appelle la troisième membrane de l'anthère, ce que l'on appelle maintenant le « tapis » ou « l'assise nourricière » du pollen.

Si, depuis le travail de CHATIN jusqu'à celui de BONNET <sup>(2)</sup>, il n'en est pas, à notre connaissance, qui ait été spécialement consacré à l'étude du tapis, du moins de nombreuses remarques ont été faites

1. CHATIN (A.) : De l'Anthère. Paris, 1870.

2. BONNET (J.) : Recherches sur l'évolution des cellules nourricières du pollen chez les Angiospermes. *Archiv für Zellforschung*, 7, 603-722, 1912.

par divers auteurs, concernant son origine et sa valeur morphologique, son évolution, son rôle; nous ne faisons, dans cette introduction, que citer et résumer brièvement quelques-uns d'entre eux; nous les discuterons dans la deuxième partie de notre étude.

D'après les premiers travaux de WARMING, confirmés depuis par les recherches ultérieures, on doit, dans ses grandes lignes, concevoir ainsi qu'il suit l'origine des divers tissus staminaux.

Dans le massif homogène que constitue le bourgeon staminal, un certain nombre de cellules sous-épidermiques se signalent par l'abondance de leur protoplasme. Elles constituent ensemble une assise qui se divise par une cloison tangentielle en deux assises : la plus profonde donnera les cellules mères polliniques primordiales, la plus externe donnera naissance à la paroi de l'étamine, et, dans la généralité des cas (nous citerons et discuterons les exceptions dans la deuxième partie de notre travail) au tapis. On peut donner à cette assise, avec COULTER et avec CHAMBERLAIN (\*), le nom d'assise pariétale primordiale, à la première le nom d'assise sporogène.

C'est par une série de cloisonnements tangentiels centrifuges de cette assise pariétale primordiale que se constitue, extérieurement au tissu sporogène, une série de trois ou quatre assises cellulaires, dont les éléments, disposés en files radiales, forment, de l'intérieur à l'extérieur : l'assise nourricière, l'assise transitoire, l'assise ou les assises pariétales proprement dites.

L'assise nourricière, une fois formée, subit une évolution toute particulière. Destinée à fournir au pollen les matériaux nécessaires à son développement, elle accumule les matières nutritives, puis, épuisée par son rôle de nutrition, disparaît complètement ou incomplètement. On a distingué avec GÖBEL (\*\*), au point de vue de leur fonctionnement, les tapis plasmodiaux dont les plasmas émigrent entre les grains de pollen ou les spores et les tapis sécréteurs dont les cellules persistent jusqu'à la maturation des spores et qu'on rencontre chez les Lycopodiacees.

La cellule nourricière, en raison de cette évolution si particulière, se singularise de bonne heure. Le protoplasme en est abondant, granuleux, vacuolaire, caractères observés depuis longtemps et à maintes reprises. On y rencontre des substances de réserve. D'autre part, l'évolution du noyau est remarquable. Dans la plupart des cas, la cellule devient, de bonne heure, binucléée, parfois plurinucléée.

Si l'on examine de plus près ces phénomènes, voici ce qu'il convient de retenir essentiellement des travaux publiés jusqu'à ce jour.

1. COULTER et CHAMBERLAIN : *Morphology of Angiosperms*, 1903, p. 33.

2. GÖBEL : *Organographie der Pflanzen*. Iena, 1901.

En ce qui concerne le cytoplasme, les recherches des auteurs y avaient indiqué la présence de diverses inclusions. Des formations de cet ordre sont signalées par MEVES, TISCHLER, NICOLosi RONCATI, LEWITSKI, BONNET, sans qu'aucune étude leur ait été spécialement consacrée. On les rapportait généralement à l'ergastoplasme ou aux « formations chromidiales ».

Quant aux phénomènes nucléaires, ils ont été plus étudiés, grâce surtout au travail de BONNET. L'aspect multinucléé des cellules nourricières était classique depuis longtemps (GUIGNARD, STRASBURGER, GOLINSKI, CHAMBERLAIN, etc.). On était moins renseigné sur l'évolution de ces noyaux multiples. BONNET confirme, dans son travail, l'existence de fusions nucléaires, seulement soupçonnée avant lui (STRASBURGER, GOLINSKI); il étudie en détail les conditions du phénomène et s'attache aussi à préciser les processus de dégénérescence nucléaire auxquels on n'avait apporté, jusque-là, aucune attention particulière.

Nous nous sommes proposé, dans notre travail, d'étudier, d'une manière plus détaillée, l'origine et le sort du tapis, les phénomènes cytoplasmiques et nucléaires dont il est le siège. Les travaux de nos prédécesseurs étaient, celui de BONNET excepté, occasionnels et fragmentaires; nous avons voulu suivre l'ensemble des phénomènes et surtout les étudier en fonction de l'évolution générale de l'étamine; cela nous permettra, dans nos conclusions, de discuter la signification du tapis et de la préciser. Beaucoup de questions posées ne sauraient être considérées comme résolues; nous croyons pourtant avoir apporté, à la solution de quelques-unes d'entre elles, une contribution intéressante. Nous nous sommes borné à l'étude de l'étamine des Solanées, nous réservant d'étendre plus tard nos recherches à d'autres familles.

Le plan de notre exposé sera le suivant :

I. Nous dirons d'abord quelles techniques ont été suivies.

II. Nous exposerons les phénomènes observés dans les genres étudiés; nous ne discuterons leur valeur et leur interprétation que plus tard. Cette partie devra donc être considérée comme un simple exposé des faits que nous ferons aussi bref et aussi précis que possible.

III. Nous n'aborderons qu'ensuite la discussion générale des phénomènes. Nous examinerons successivement l'origine du tapis, les débuts de sa différenciation et, simultanément, les phénomènes nucléaires et les modifications du cytoplasme pendant les trois périodes principales que nous distinguons dans son évolution. Nous aurons soin de considérer ces périodes dans leur rapport avec l'évolution du pollen.

Nous pourrions alors esquisser, dans leur ensemble, les connaissances que nous possédons actuellement, d'après les recherches anté-

rieures et d'après les nôtres, sur le rôle de l'assise nourricière et sur les conditions générales de son évolution.

C'est seulement dans cette troisième partie que l'on trouvera l'exposé détaillé des études qui ont précédé la nôtre; nous avons préféré, pour plus de clarté, cette méthode d'exposition et nous avons simplement, dans cette introduction, esquissé l'histoire du tapis.

IV. Nous avons été amené, au cours de nos observations, à diverses remarques concernant d'autres tissus, ou d'autres régions de l'éta mine; quelques-unes ont paru présenter quelque intérêt: on les trouvera dans notre travail.

M. le professeur GUIGNARD a bien voulu nous indiquer ce sujet de travail, s'intéresser à nos résultats, encourager nos efforts; nous lui en exprimons ici notre respectueuse gratitude.

Au cours de toutes nos études, M. le professeur PERROT, M. le professeur GUÉRIN n'ont pas cessé de nous témoigner la plus grande bienveillance, nous les prions de vouloir bien croire à nos sentiments reconnaissants.

C'est à M. le professeur agrégé GORIS surtout que nous sommes heureux de témoigner notre gratitude; c'est auprès de lui que nous avons fait nos débuts dans les recherches de laboratoire; c'est lui qui nous a fait connaître les difficultés et les joies de la recherche scientifique. Nous lui en resterons très affectueusement reconnaissant.

---



## PREMIÈRE PARTIE

---

### TECHNIQUE

Nous résumons dans ce chapitre les principales techniques de fixation et de coloration que nous avons suivies.

Disons d'abord que, pour assurer une pénétration rapide des réactifs, lorsque les étamines ont déjà atteint un certain degré de développement, nous avons pris la précaution de les sectionner avant de les plonger dans le réactif; ainsi, celui-ci se trouve immédiatement au contact de tous les tissus staminaux. La précaution est plus indiquée encore lorsqu'on fixe, au lieu d'étamines isolées, un bouton floral entier.

Les fixateurs employés ont été relativement nombreux puisque nous désirions étudier à la fois les structures nucléaires et cytoplasmiques. Après fixation: lavage de vingt-quatre heures à l'eau courante, passage par les alcools, le xylol, inclusion en paraffine, collage des coupes à l'albumine.

1. *Liquide de TELLYESNICZKY.* — C'est une solution de bichromate de potasse à 3 %, additionnée de 5 % d'acide acétique. Fixation de quatre à six jours. Ce fixateur nous a donné des résultats excellents: il fixe très bien les noyaux dont il permet d'excellentes colorations (safranine, hématoxyline au fer, coloration d'ALTMANN). Il possède sur le liquide de FLEMMING, qui reste le fixateur de choix pour le noyau, l'avantage de permettre une coloration immédiate des coupes, sans qu'il soit nécessaire d'éliminer l'osmium réduit dont la présence gêne pour les colorations. Le liquide de TELLYESNICZKY altère le chondriome sans le détruire; on peut encore reconnaître son existence. En résumé, après fixation au TELLYESNICZKY on a de très bonnes colorations nucléaires et des indications déjà précieuses sur l'existence du chondriome ou des inclusions du cytoplasme. Les plastes ne sont pas détruits, ni même altérés.

2. *Liquide de FLEMMING.* — Il est inutile d'insister sur son emploi,

classique depuis longtemps. Il donne les plus belles images nucléaires qu'on puisse souhaiter, surtout après coloration par la méthode de HEIDENHAIN à l'hématoxyline ferrique. Plus que le liquide de TELLYES-NICZKY, il altère le chondriome; il ne détruit pas complètement, pourtant, celui-ci *dans les cellules nourricières*. L'inconvénient de son emploi résulte de la richesse du tapis en matières grasses, qui le réduisent. En colorant alors directement les coupes par la safranine et le vert Lumière, on obtient de très belles préparations, permettant de suivre avec précision la répartition des graisses dans les tissus. Pour colorer le noyau par l'hématoxyline, ou le chondriome, il est nécessaire d'éliminer le précipité d'osmium; on y parvient en plongeant les coupes dans l'alcool à 70° additionné d'un peu d'eau oxygénée; la décoloration complète demande parfois douze heures et plus. L'emploi de l'hypochlorite de soude, comme agent de décoloration, est plus rapide, mais amène très fréquemment le décollement des coupes.

3. *Liquides de MEVES DUESBERG et de CHAMPY*. — Le premier est une solution de FLEMMING faible, très pauvre en acide acétique :

|                                 |            |
|---------------------------------|------------|
| Acide chromique à 1 % . . . . . | 15 c. c.   |
| Acide osmique à 2 % . . . . .   | 4 c. c.    |
| Acide acétique . . . . .        | 1V gouttes |

CHAMPY (\*) modifie la formule précédente qui devient :

|                                       |           |
|---------------------------------------|-----------|
| Acide chromique à 1 % . . . . .       | 7 parties |
| Bichromate de potasse à 3 % . . . . . | 7 —       |
| Acide osmique à 2 % . . . . .         | 4 —       |

La durée de la fixation est de quatre à six jours. Nous l'avons parfois fait suivre d'une immersion de dix à vingt jours des pièces dans le bichromate de potasse à 3 %. Ce traitement ultérieur est considéré par les uns comme avantageux, par les autres comme inutile. Nos essais ne nous permettent pas de conclure dans un sens ou dans l'autre; nous pouvons invoquer autant de cas en faveur de l'une et de l'autre opinion.

Après cette fixation, on obtient de très bonnes colorations du chondriome (méthodes de REGAUD, de BENDA, d'ALTMANN). Quant au noyau, il présente souvent, après l'emploi de ces liquides, un aspect homogène. Le nucléole, entouré d'une auréole claire, est parfaitement colorable; le reste de la masse nucléaire apparaît comme constitué par une masse finement granuleuse; on y colore difficilement les grains chromatiques.

1. CHAMPY : Recherches sur l'absorption intestinale et le rôle des mitochondries dans l'absorption et la sécrétion. *Arch. Anat. microsc.*, 13, 1911-12, p. 55-70.

Après ces réactifs, il est nécessaire, comme après le liquide de FLEMMING, de décolorer les coupes par l'eau oxygénée.

4. *Liquide de LINDSAY-JOHNSON.* — Ce fixateur, recommandé par LEE et HENNEGUY pour l'étude des structures cytoplasmiques, a la composition suivante :

|                                       |            |
|---------------------------------------|------------|
| Bichromate de potasse à 3 % . . . . . | 70 parties |
| Acide osmique à 2 % . . . . .         | 10 —       |
| Chlorure de platine à 1 % . . . . .   | 15 —       |
| Acide acétique. . . . .               | 5 —        |

L'acide acétique est ajouté au moment de l'emploi.

Ce fixateur nous a donné de bonnes images du noyau et du cytoplasme ; comme tous les fixateurs osmiés il a l'inconvénient de noircir les pièces.

5. *Fixation à l'uranium et à l'osmium.* — Nous avons employé quelquefois le liquide préparé d'après CHAMPY (1) avec :

|                                   |        |
|-----------------------------------|--------|
| Azotate d'uranyle à 4 % . . . . . | 2 vol. |
| Acide osmique à 2 % . . . . .     | 1 vol. |

Après décoloration des coupes par l'eau oxygénée, nous avons toujours obtenu de très belles colorations du noyau (méthode de HEIDENHAIN), souvent de très belles colorations du chondriome (d'après les méthodes de REGAUD, BENDA, ALTMANN). En examinant directement les coupes après élimination de la paraffine, on reconnaît même parfois, lorsqu'elles sont très minces et peu riches en matières grasses, les chondriocotes légèrement colorés en gris noirâtre.

6. *Fixation au formol-bichromate.* — Nous avons eu recours à la méthode IV de REGAUD (2) : fixation pendant quatre ou cinq jours dans le formol au 1/2 ou au 1/3 (formol commercial à 40 %), puis, pendant trois semaines, dans le bichromate de potasse à 3 %.

Cette méthode nous a donné des résultats inconstants et généralement mauvais pour le tapis, le chondriome des tissus végétatifs demeurant très reconnaissable. La coloration des cellules est très difficile. Quand on a recours à la coloration d'après REGAUD (mordançage dans l'alun de fer à 5 %, lavage rapide à l'eau distillée, coloration par l'hématoxyline et différenciation par l'alun de fer à 5 %), on observe des cellules très fortement et uniformément colorées en noir. La régression, très lente, permet enfin de reconnaître le noyau, fortement coloré, au sein du cytoplasme uniformément imprégné de substances sidérophiles ; la décoloration se fait d'abord vers la périphérie

1. CHAMPY : *Loc. cit.*

2. REGAUD : Sur la structure des tubes séminifères et sur la spermatogénèse chez les mammifères. *Arch. Anat. microsc.*, 11, 1909-10, p. 291.

de la cellule puis, peu à peu, atteint le voisinage du noyau. La décoloration complète du cytoplasme est atteinte, le noyau retenant encore l'hématoxyline, sans qu'aucun élément du chondriome ait été reconnaissable à aucun moment. Parfois, pourtant, quelques grains demeurent colorés dans le cytoplasme, mais l'aspect reste très différent de celui qu'on obtient, aux mêmes stades, avec les liquides de MEVES ou de CHAMPY. De plus, le cytoplasme apparaît toujours fortement alvéolaire et les vacuoles ont des contours définis avec une telle netteté qu'elles semblent creusées à l'emporte-pièce dans la masse protoplasmique. Il y a sans aucun doute exagération (au moins) de la vacuolisation de la cellule sous l'influence du réactif <sup>(1)</sup>.

En faisant varier la durée de fixation ou de coloration, nous n'avons pas eu de meilleurs résultats. Toujours l'emploi du formol bichromaté nous a donné ces aspects particuliers de la cellule, alors que des étamines ayant atteint le même moment du développement et fixées par le liquide de MEVES nous donnaient d'excellentes images du chondriome.

7. *Liquide de BOUIN et liquide de BOUIN modifié par HOLLANDE* <sup>(2)</sup>. — Ces fixateurs nous ont permis de bonnes colorations du noyau. Le cytoplasme apparaît toujours finement granuleux. Le chondriome est plus ou moins altéré.

8. *Liquide de MERKEL*:

|                                      |        |
|--------------------------------------|--------|
| Acide chromique à 1/400 . . . . .    | 1 vol. |
| Chlorure de platine à 1/400. . . . . | 1 vol. |
| Eau distillée. . . . .               | 6 vol. |

Il permet de bonnes colorations du noyau. Le chondriome est parfois bien conservé, parfois altéré.

9. *Liquide de ZENKER*. — Pierre MASSON a recommandé <sup>(3)</sup> l'emploi du liquide de ZENKER formolé <sup>(4)</sup>, puis du bichromate de potassium

1: Ceci est à rapprocher de l'observation suivante de GUILLIERMOND: Il a, dit-il, « obtenu parfois avec le formol commercial, sans post-chromisation, d'excellentes fixations; seulement le cytoplasme, moins bien fixé et plus chromophile avec cette méthode, ne permet pas ordinairement une aussi bonne différenciation du chondriome. » Le chondriome des végétaux, *Revue génér. Bot.*, 34, 1919.

2. HOLLANDE: *C. R. Soc. Biol.*, 81, 1918, p. 17.

3. LANGERON: *Précis de microscopie* (2<sup>e</sup> éd.), Masson, éd., p. 718.

|                                    |      |
|------------------------------------|------|
| 4. Bichlorure de mercure . . . . . | 5    |
| Bichromate de potasse . . . . .    | 2 50 |
| Sulfate de soude . . . . .         | 1    |
| Eau distillée . . . . .            | 100  |
| Acide acétique . . . . .           | 5    |

<sup>(1)</sup> On ajoute l'acide acétique au moment de l'emploi. — On prépare le liquide de ZENKER formolé en ajoutant au précédent 20 % de formol.

pour fixer les mitochondries que l'on colore ensuite par la méthode d'ALTMANN.

Nous n'avons pas réussi à colorer par cette méthode le chondriome des cellules nourricières.

**Méthodes de coloration.** — Nous pensons qu'il est inutile de décrire longuement ici les méthodes classiques :

1. de HEIDENHAIN, par la *laque ferrique d'hématoxyline*. — Après l'emploi du fixateur de TELLYESNICZKY, elle suffit souvent à colorer l'appareil mitochondrial. Comme colorant de fond, nous avons employé le *brun Bismarck*.

2. la coloration par la *safranine et le vert Lumière*. — Elle est précieuse après l'emploi des fixateurs osmiés pour mettre en évidence les inclusions graisseuses. D'autre part, la safranine colore bien les parois lignifiées ou cutinisées des cellules.

3. la *méthode d'ALTMANN*. — Elle est assez délicate à réaliser, mais donne, lorsqu'elle est réussie, de bonnes images du chondriome. Elle est applicable directement aux coupes fixées d'après FLEMMING ou MEVES lorsque les matières grasses ne sont pas trop abondantes.

4. la *méthode de REGAUD* pour colorer le chondriome (séjour de quatre jours dans l'alun de fer à 5 %, lavage rapide à l'eau distillée, séjour de huit à dix jours dans l'hématoxyline, lavage et régression dans l'alun de fer à 5 % ; on colore ensuite par l'éosine). Elle nous a presque toujours donné de bons résultats après les liquides de MEVES et de CHAMPY ou après fixation à l'urane d'après CHAMPY.

5. La *méthode de BENDA* (\*) (mordantage à l'alun de fer, coloration au sulfalizarinate de sodium, lavage rapide et coloration à chaud par le violet cristal ; on décolore ensuite par l'acide acétique, on lave à l'eau et achève la régression par l'alcool absolu) est plus délicate et moins certaine que la précédente. Nous avons pu remarquer que le violet cristal, employé dans ces conditions, permet de colorer d'une façon remarquable les parois cellulaires lignifiées ou cutinisées.

Les méthodes de fixation et de coloration que nous venons de décrire sont parfaitement suffisantes pour permettre une étude précise de la cellule. Nous pouvons dire pourtant dès maintenant que la fixation des cellules du tapis, en raison de leur richesse en éléments inclus dans le cytoplasme, présente des difficultés assez grandes et que leur chondriome est facilement altérable et souvent difficile à mettre en évidence.

Pour colorer l'*amidon*, nous avons employé le réactif ioduré de

1. D'après DE ROUVILLE : *Technique microscopique*, Vigot, éd., 1913, p. 247.

GUILLIERMOND <sup>(1)</sup> ; nous avons employé pour la recherche des *alcaloïdes* la méthode classique d'ERRERA <sup>(2)</sup>, précipitation par le liquide iodo-ioduré, contrôlé après traitement à l'alcool tartrique.

1. GUILLIERMOND : Recherches cytologiques sur le mode de formation de l'amidon et sur les plastes des végétaux. *Arch. Anat. microsc.*, **14**, 1912-13, p. 309.

2. ERRERA, MAISTRIAU, CLAUTRIAU : Premières recherches sur la localisation et la signification des alcaloïdes dans les plantes. *Rec. Inst. Bot. Errera*, **2**, 1906, 147-183.

---

## PARTIE DESCRIPTIVE

---

Dans cette première partie, nous exposerons d'abord en détail les résultats que nous a donnés l'étude de l'*Atropa Belladonna* et des *Datura* (*D. arboreum*, *D. Tatula*, *D. Stramonium*). Dans tous les autres genres, nous retrouverons les mêmes étapes de l'évolution et nos descriptions en seront plus réduites; elles préciseront les divers points observés et montreront l'homogénéité des phénomènes évolutifs dans l'étamine des Solanées.

L'ordre suivi sera le suivant :

1° *Atropa Belladonna* (Atropées).

2° *Datura* (Hyoscyamées),

puis :

**Atropées** : *Nicandra*, *Lycium*, *Capsicum*, *Physalis*, *Solanum*, *Lycopersicum*.

**Hyoscyamées** : *Hyoscyamus*, *Scopolia*.

**Cestrinées** : *Nicotiana*, *Cestrum*.

**Salpiglossidées** : *Petunia*, *Salpiglossis*.

### Belladone.

(*Atropa Belladonna* L.).

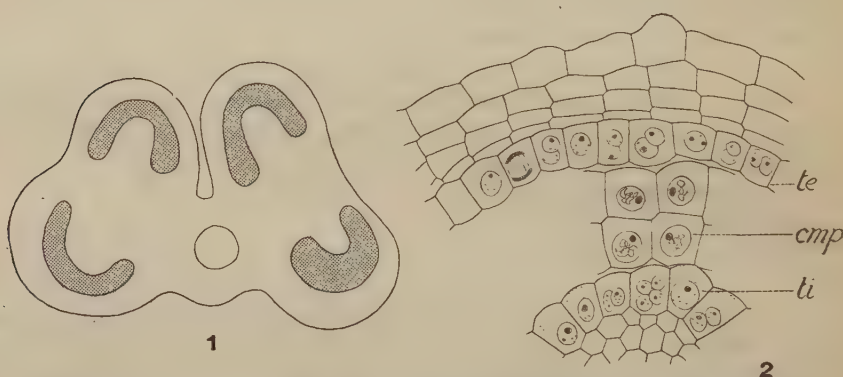
I. C'est aux dépens de l'assise sous-épidermique que se différencient les divers tissus staminaux. Les phénomènes que nous allons décrire sont absolument semblables à ceux que nous décrirons plus longuement chez le *Datura*.

L'assise sous-épidermique, dans l'anthère encore homogène, est riche en protoplasme. Elle donne par dédoublement tangentiel : vers l'intérieur, les cellules sporogènes qui, par multiplication, donneront le massif des cellules mères polliniques définitives; vers l'extérieur, une assise à laquelle nous donnerons le nom d'*assise pariétale primordiale*, proposé par COULTER et CHAMBERLAIN (<sup>1</sup>). Celle-ci se segmente par

1. *Loc. cit.*, p. 33.

une cloison tangentielle. L'assise interne de cellules constituera, sans autre cloisonnement tangentiel, l'assise nourricière externe; l'assise externe, pour laquelle nous proposons le nom d'*assise pariétale secondaire*, donnera naissance aux assises de la paroi, dont la plus profonde constituera l'assise transitoire. Le tapis interne résulte de l'évolution des cellules du placentoïde contiguës au massif pollinique. Leurs caractères spéciaux sont reconnaissables avant d'apparaître chez les cellules du tapis externe.

Nous avons simplement dessiné (fig. 1 et 2) une partie de l'anthere représentant les divers tissus lorsque ces cloisonnements sont achevés. On se reportera, pour plus de détails, aux descriptions du *Datura*, chez qui les phénomènes sont absolument comparables.



**Belladone.** — Étamine pendant la contraction synaptique. FIG. 1, schéma (gr. : 60). FIG. 2, une portion de la précédente (gr. 400) : *ti*, tapis interne; *te*, tapis externe; *cmp*, cellules mères polliniques.

II. Depuis leur formation jusqu'à la fin de la contraction synaptique des cellules mères polliniques, les cellules nourricières subissent un certain nombre de transformations, dont les plus frappantes intéressent les noyaux.

Le noyau primitif de la cellule se divise par une cinèse absolument normale (fig. 3), mais qui n'est pas suivie de cloisonnement. Les deux noyaux ainsi formés peuvent se diviser à leur tour en donnant une cellule tétranucléée. Tous les noyaux ainsi formés possèdent un nucléole unique (<sup>1</sup>).

Mais un phénomène inverse de fusion entre les noyaux formés

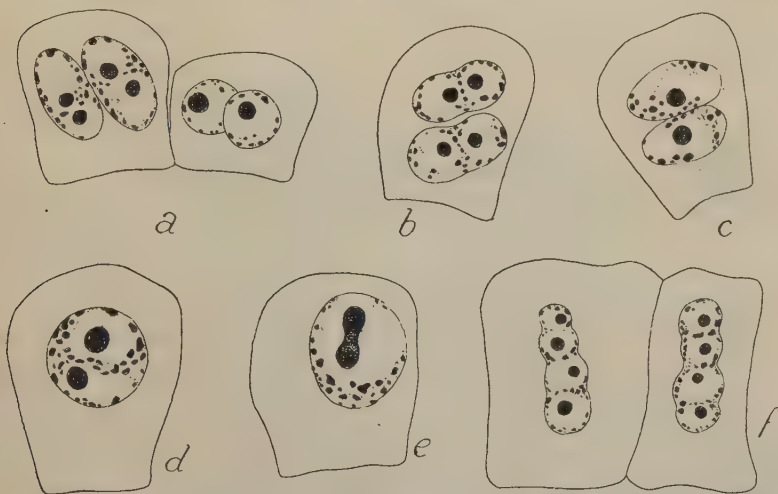
1. On donne parfois (BONNET) à ces noyaux le nom de noyaux univalents par opposition aux noyaux bivalents nés de leur fusion. Il importe de bien retenir que ces noyaux possèdent le nombre normal de chromosomes et non, comme l'expression pourrait le faire croire, le nombre réduit  $n/2$ .

ramène la cellule au type binucléé ou uninucléé. Les images de fusion sont nombreuses ; on peut les interpréter facilement en considérant les nucléoles, l'observation témoignant que le noyau normal possède un seul nucléole. La cellule *a* (fig. 4) possède deux noyaux bivalents



**Belladone.** — FIG. 3, cinèses normales dans les cellules nourricières (gr. : 1.000).

provenant de la fusion deux à deux de quatre noyaux normaux ; dans chacun d'entre eux on reconnaît deux nucléoles. Même aspect chez la cellule *b*. En *c*, dans chacun des deux noyaux doubles, les deux nucléoles se sont fusionnés ; les grains chromatiques dont la disposition en *a* et *b* accusait nettement qu'ils appartenaient à deux noyaux en voie de fusion, ne sont plus répartis avec cette régularité. En *d*, deux



**Belladone.** — FIG. 4, fusions nucléaires dans les cellules nourricières (gr. : 1.000).

noyaux semblables se sont fusionnés à leur tour : deux gros nucléoles sont encore distincts et les grains chromatiques rassemblés encore au niveau du plan de fusion. En *e*, le noyau tétravalent confond ses nucléoles. On aboutit ainsi par des étapes successives à d'énormes

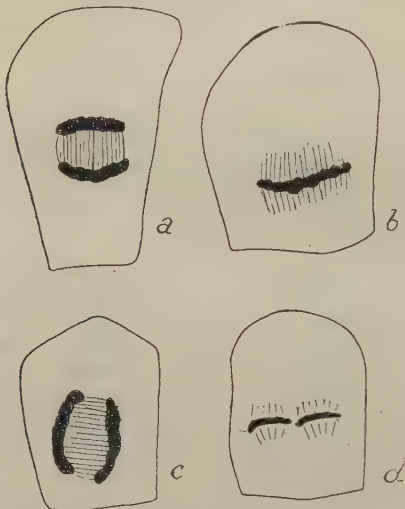
noyaux « tétravalents ». La fusion peut se faire de façon différente et l'on a représenté en *f* deux cellules dans lesquelles quatre noyaux, dont on reconnaît parfaitement les nucléoles, se fusionnent directement.

Ces fusions nucléaires doivent s'effectuer assez rapidement, car les images de cellules pourvues de quatre noyaux indépendants sont rares, alors que les divers aspects représentés dans la figure 4 sont très fréquents. D'ailleurs, le retour au noyau unique polyvalent n'est pas constant et, dans beaucoup de cellules, on constatera la persistance de deux noyaux bivalents.

Ce n'est pas tout. Les noyaux plurivalents ainsi formés sont suscep-

tibles de se diviser à leur tour et ces cinèses « hyperchromatiques » se rencontrent assez fréquemment. Nous avons représenté trois d'entre elles dans la figure 5. En comparant les dimensions de ces images à celles des cinèses normales, on est facilement convaincu qu'elles correspondent aux noyaux très riches en chromatine nés des fusions décrites. On observe en *d* deux cinèses conjuguées dont les deux plaques nucléaires peuvent être confondues d'abord avec la plaque unique d'une cinèse hyperchromatique. Nous décrirons plus tard (*Datura arborea*) des exemples plus démonstratifs encore.

Nous avons décrit tous ces phénomènes comme s'effectuant



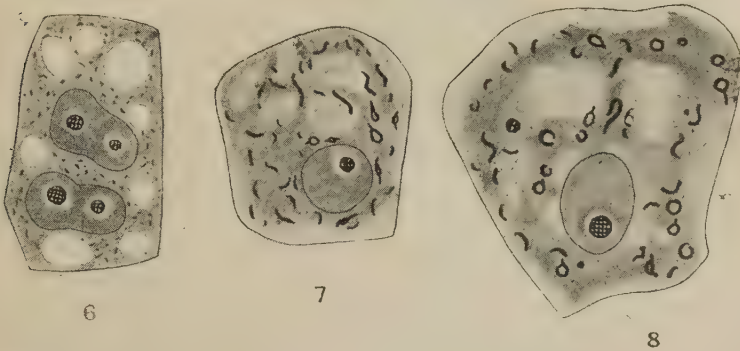
**Belladonna.** — FIG. 5, *a*, *b*, *c*, cinèses hyperchromatiques; *d*, deux cinèses normales conjuguées (gr. : 1.000).

pendant la période synaptique ; en réalité, si l'on trouve tous les stades précédemment décrits pendant cette période, on retrouvera encore des fusions et des cinèses hyperchromatiques plus tardives, jusqu'à la libération des jeunes grains de pollen.

A côté des phénomènes nucléaires décrits, on observe une transformation du cytoplasme. Celui-ci devient vacuolaire, très généralement, et l'on y reconnaît la présence de granulations et de bâtonnets de nature mitochondriale (fig. 6). Ceux-ci sont mis en évidence par les colorations spéciales, après fixation par le liquide de MEVES-DUESBERG. Après fixation par les mélanges de FLEMMING ou de TELLYESNICZKY, on

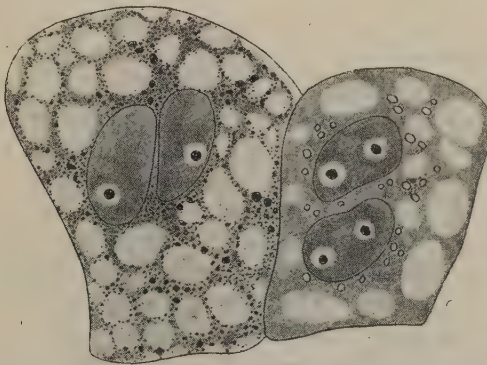
les distingue plus difficilement; le protoplasme présente simplement un aspect finement granuleux.

Le tapis ne renferme pas d'amidon. La fixation par les liquides



**Belladone.** — Cellules nourricières fixées et colorées d'après les méthodes mitochondriales. Fig. 6, cellule nourricière pendant la période de contraction synaptique. Fig. 7 et 8, cellules nourricières un peu plus âgées (gr. : 1.000).

osmiés permet d'observer une répartition très précise des substances grasses : on trouve des grains osmiophiles abondants dans l'assise



**Belladone.** — Fig. 9, cellules nourricières au moment de la libération des jeunes grains de pollen. On a représenté : à droite, les grains d'amidon, à gauche, les granulations grasses (gr. : 1.000).

transitoire; on en trouve un petit nombre dans les cellules mères du pollen; elles sont pratiquement absentes du tapis.

Pendant ce temps, les assises pariétales ont poursuivi leur évolution: plastes et amidon s'y rencontrent, dont l'origine mitochondriale n'est pas douteuse. L'assise transitoire est déjà fortement aplatie.

III. La figure 9 correspond à la libération des jeunes grains de pollen. Les cellules du tapis ont fortement accru leurs dimensions. Les noyaux ont achevé l'évolution précédemment décrite : les deux cellules représentées renferment chacune deux noyaux bivalents.

Le protoplasme est creusé de vacuoles à contour mal défini et rempli de très nombreuses granulations grasses. On y trouve aussi des grains d'amidon, assez nombreux, plus particulièrement rassemblés au voisinage des noyaux.

Sur les coupes convenablement fixées (liquides de MEVES, de CHAMPY), on met en évidence, par les méthodes convenables, un chondriome formé de grains et, surtout, de courts chondriocontes. Leur aspect est tout à fait semblable à celui que nous dessinons chez *Datura arborea* (fig. 30). Les rapports de ces éléments avec les granulations grasses ou les grains d'amidon sont identiques aux aspects que GUILLIERMOND a souvent décrits dans ses travaux ; nous y reviendrons plus tard.

Les cellules des figures 7 et 8 sont un peu plus âgées. On y reconnaît, dans le protoplasme grossièrement granuleux, des chondriocontes nombreux, plus ou moins allongés, souvent flexueux. Certains sont assez fortement épaissis, soit sur toute leur longueur, soit plus précisément à leurs extrémités. D'autres présentent sur leur trajet des renflements très nets dans certains desquels on peut colorer l'amidon. Enfin, on trouve, à côté de ces chondriocontes, des vésicules isolées dont l'origine mitochondriale n'est pas douteuse. On remarque que ces vésicules sont d'autant plus nombreuses que les chondriocontes le sont moins. En même temps, le nombre et le volume des inclusions grasses augmentent fortement.

Après fixation par les liquides de TELLYESNICZKY ou de BOUIN-HOLLANDE, les mêmes cellules présentent un aspect différent. Le cytoplasme y forme comme un réseau dans les trabécules duquel la méthode de REGAUD colore des formations filamenteuses semblant correspondre à une imprégnation inégale du réseau par des substances sidérophiles. Il y faut voir une altération du chondriome par les réactifs.

#### IV. La dégénérescence du tapis commence bientôt.

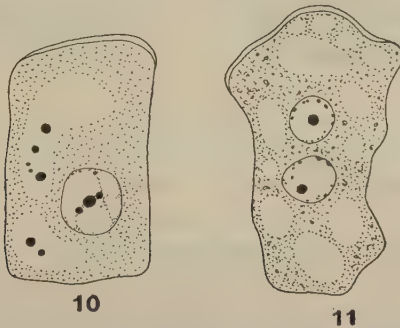
La paroi de la cellule, vers le sac pollinique, s'épaissit et se cutinise ; elle demeure colorée en rose pâle après traitement par la safranine et le vert Lumière ; après coloration par le violet cristal, lorsqu'on décolore par l'acide acétique, elle demeure colorée en bleu violacé, comme les vaisseaux du bois dans le connectif ; lorsque la régression est plus poussée, seules demeurent colorées de fines granulations disposées à la surface de la paroi.

Le protoplasme subit une dégénérescence granulo-alvéolaire, en même temps que s'accumulent dans la cellule de volumineuses inclusions grasses. Le début de cette transformation apparaît dans les

figures 10 et 11. Des vacuoles de plus en plus volumineuses apparaissent, dans lesquelles, après fixation au bichromate, on trouve de nombreux grains safraninophiles et sidérophiles, que nous considérons comme provenant de la précipitation de substances tannoïdes. On trouve encore dans le cytoplasme quelques vésicules se colorant par les méthodes de REGAUD ou de BENDA.

La figure 12 démontre l'énorme accumulation des globules graisseux (fixation au liquide de FLEMMING); après décoloration de ces mêmes coupes par l'eau oxygénée et coloration d'après la méthode de REGAUD, on reconnaît au cytoplasme l'aspect finement granuleux représenté dans la figure 13.

Quant à la dégénérescence des noyaux, voici comment elle se mani-



**Belladone.** — FIG. 10 et 11, dégénérescence granulo-alvéolaire et caryolyse.  
Les inclusions graisseuses ne sont pas représentées (gr. : 4.000).

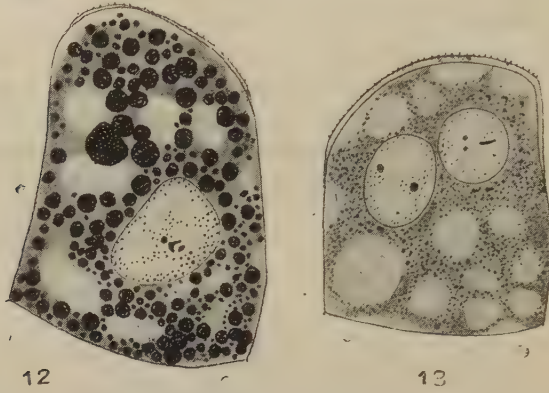
feste. Dans la figure 11, on reconnaît encore les nucléoles et les grains chromatiques; il y a diminution très nette du volume nucléaire. Dans la figure 10, on trouve quelques boules fortement colorées par l'hématoxyline et qui semblent placées sur le trajet du filament nucléaire, assez facilement reconnaissable; la plus volumineuse correspond sans doute au nucléole. Dans les figures 12 et 13, on trouve dans les noyaux de nombreux grains, très petits, de chromatine. Nous n'avons rencontré chez la Belladone, ni des noyaux en caryorhexis, ni des noyaux en pyknose; nous n'avons pas rencontré davantage les aspects représentés par BONNET <sup>(1)</sup> comme ceux d'une digestion des noyaux au sein d'une vacuole. Il semble donc que la dégénérescence se traduise simplement par une diminution de volume et par un appauvrissement très net en chromatine (chromatolyse).

Au cours de cette dégénérescence, un certain nombre de cellules se

1. *Loc. cit.*, fig. 101, 102.

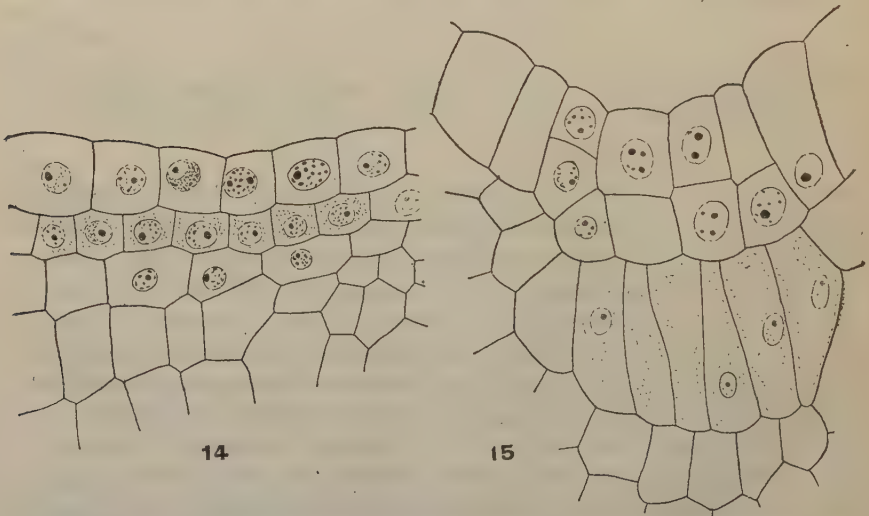
dissocient parfois, émigrant entre les grains de pollen; les lambeaux errants ainsi formés disparaissent peu à peu.

Dans l'étamine mûre, le tapis n'est plus représenté que par les cadres



**Belladone.** — Cellules nourricières en dégénérescence. FIG. 12, inclusions graisseuses et caryolyse (fixation au liquide de Flemming). FIG. 13, dégénérescence granulo-alvéolaire et caryolyse [fixation au liquide de Flemming, coloration d'après Heidenhain après traitement par l'eau oxygénée] (gr. : 1.000).

affaissés des cellules; il n'y a plus trace de noyaux ni de protoplasme,



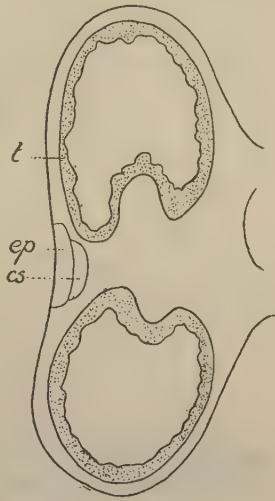
**Belladone.** — Évolution de la région suturale. FIG. 14, au moment de la période synaptique. FIG. 15, au moment de la libération des jeunes grains de pollen (gr. : 650).

mais seulement des restes de graisses formant souvent de véritables « boudins » osmiophiles. Les cadres cellulaires achèvent de se désor-

ganiser, de s'affaïsser; il ne reste plus qu'un mince liséré bordant la cavité du sac et dans lequel on reconnaît encore quelques grains osmiophiles. Mais il faut retenir que la cellule nourricière ne se détruit qu'*après* disparition de tout contenu protoplasmique ou nucléaire, *après* que le grain de pollen est mûr, binucléé.

**Le pollen.** — Nous avons vu s'organiser les grains de pollen. Dans le grain mûr, le cytoplasme forme une masse très régulièrement alvéolaire où l'on reconnaît les deux noyaux. Fixés au liquide de FLEMMING, ils montrent de très nombreuses et fines granulations grasses osmiophiles. Des grains d'amidon s'y rencontrent, surtout localisés vers la périphérie. Après fixation au liquide de MEVES, la coloration suivant la méthode de REGAUD, après traitement par l'eau oxygénée, montre de nombreuses granulations de nature mitochondriale et de courts chondriocentes. La paroi est revêtue d'un réseau polygonal serré, se colorant fortement par les réactifs de la lignine.

**Les alcaloïdes.** — La localisation des alcaloïdes dans l'étamine des Solanées avait été faite par MOLLE (1). Il signale leur présence, de très bonne heure, autour du faisceau libéro-ligneux du connectif, dans l'épiderme staminal, dans le tapis. Ils apparaissent dans celui-ci dès sa différenciation; jusqu'au moment de la libération des jeunes grains de pollen, la localisation des alcaloïdes reste précise. Plus tard, leur répartition est plus diffuse; on les retrouve dans les cellules du placentoïde et du connectif, dans les cellules fibreuses de l'assise mécanique; pourtant, ils restent toujours plus abondants, très nettement: dans l'épiderme, dans le tapis jusqu'à sa disparition et dans les cellules voisines du faisceau libéro-ligneux.



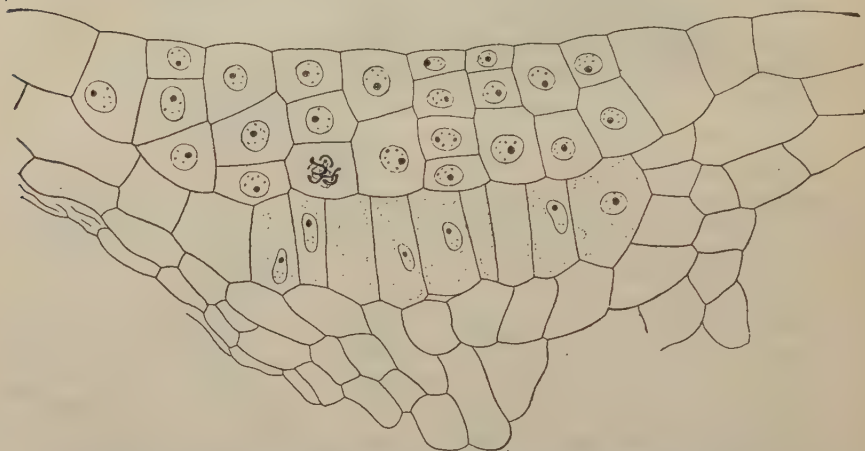
**Belladone.** — FIG. 16, schéma de l'étamine après la libération des jeunes grains de pollen; *ep*, épiderme dédoublé; *cs*, cellules à sable; *t*, tapis.

**Région suturale.** — L'évolution des tissus dans la région suturale, c'est-à-dire à l'extrémité des cloisons qui séparent les deux loges, est

1. PH. MOLLE : Recherches de microchimie comparée sur la localisation des alcaloïdes dans les Solanacées. *Mémoires couronnés et autres mémoires publiés par l'Acad. roy. de Belgique*, 43, 1895. *Recueil Inst. bot.* ERRERA, 2. 1906, p. 281-336.

remarquable. Au stade synaptique (fig. 14), les cellules épidermiques, en cette région, possèdent un noyau particulièrement chromatique, un cytoplasme relativement abondant. Les cellules sous-épidermiques sont remplies d'un cytoplasme très abondant et finement granuleux, par quoi elles se distinguent très nettement des cellules sous-jacentes appartenant à la cloison. Les cellules épidermiques et sous-épidermiques en cette région ne renferment jamais d'amidon, alors qu'il en existe dans les cellules de l'épiderme, des parois, de la cloison « interlogettes ».

Plus tard, lorsque les jeunes grains de pollen sont mis en liberté, les



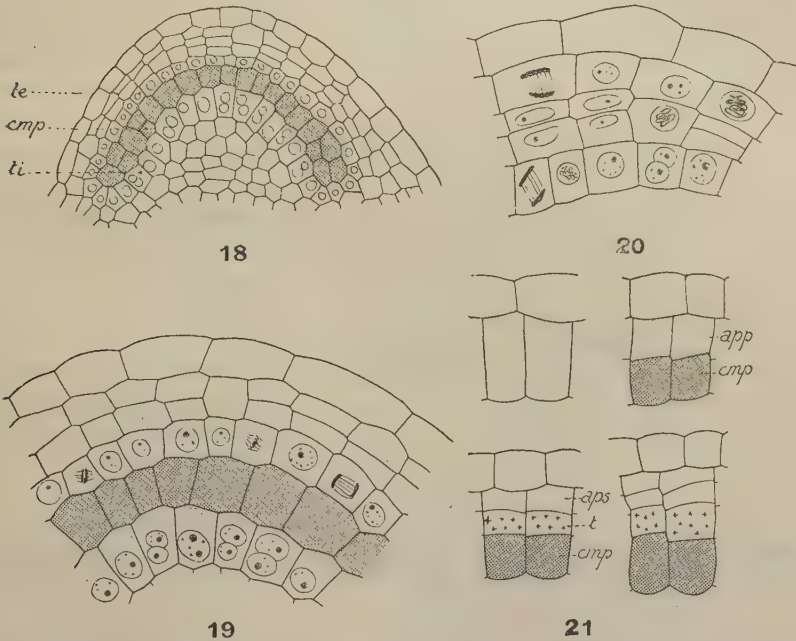
**Belladone.** — FIG. 17, région suturale. Épiderme dédoublé; cellules sous-épidermiques, allongées, aux débuts de leur dégénérescence (gr. : 650).

cellules de l'épiderme se divisent par des cloisons tangentielles. Les cellules sous-épidermiques se divisent parfois de même, mais, en général, elles s'allongent seulement. Les cellules épidermiques demeureront telles quelles jusqu'à la déhiscence de l'étamine (fig. 15). La figure 17 montre un cloisonnement remarquable de l'épiderme dont certains éléments ont donné naissance à trois et même quatre cellules superposées. Dans la même coupe, les cellules sous-épidermiques sont très pauvres en protoplasme et leur noyau est très appauvri en chromatine. Bientôt ces cellules seront vides de tout contenu protoplasmique et de tout noyau; fréquemment, non constamment, elles renfermeront du sable cristallin d'oxalate de chaux. Cette évolution curieuse, dont nous retrouverons d'autres exemples, aboutit à une disposition qui favorise beaucoup la déhiscence de l'étamine, comme nous le verrons.

## **Datura.**

(*D. arborea* L. (*Brugmansia candida* Pers.), *D. Stramonium* L.,  
*D. Tatula* L.).

I. Nous avons représenté schématiquement la différenciation des  
tissus staminaux chez *D. Tatula* (fig. 21). Le premier cloisonnement de



**Datura Tatula.** — Différenciation des tissus staminaux. FIG. 18, cloisonnements pariétaux achevés : *te*, *ti*, tapis externe, tapis interne ; *cmp*, cellules mères polliniques (gr. : 200). FIG. 19 et 20, achèvement des cloisonnements pariétaux (gr. : 650). FIG. 21, schéma montrant l'ordre des cloisonnements : *cmp*, cellules mères polliniques ; *app*, assise pariétale primordiale ; *aps*, assise pariétale secondaire ; *t*, tapis.

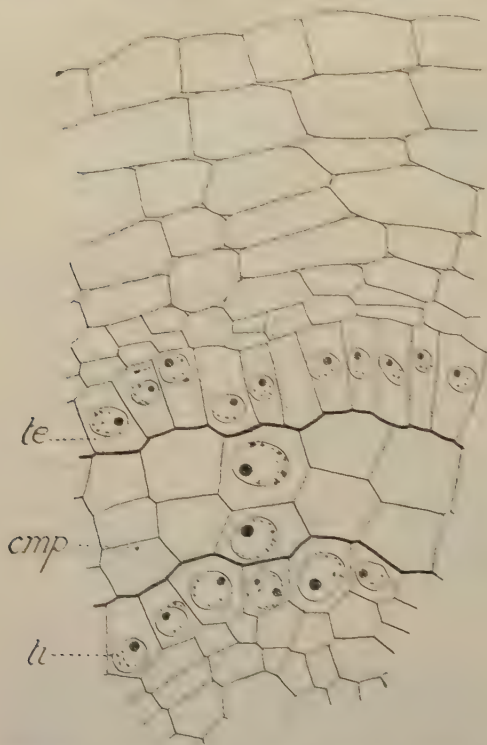
l'assise sous-épidermique donne : les cellules mères polliniques primordiales (assise sporogène) et l'assise pariétale primordiale. Celle-ci, par une nouvelle segmentation tangentielle, donne une rangée interne de cellules qui deviendront le tapis externe, — une rangée externe de cellules qui constituent l'assise pariétale secondaire. L'assise pariétale secondaire se divise en deux cellules qui se cloisonneront à leur tour (la plus interne se divise toujours la première) en donnant ensemble trois ou quatre couches de cellules qui forment la paroi de l'anthere ; les

plus profondes de ces cellules, qui sont en contact avec le tapis externe, disparaîtront de bonne heure (assise transitoire). Les figures 19 et 20 représentent deux étapes de cette évolution. La figure 18 correspond à l'anthere dans laquelle cette évolution est achevée.

Le tapis interne provient de la transformation des cellules du placentoïde contiguës au massif pollinique. On remarque sur la figure 18 que, déjà, la plupart des cellules du tapis interne possèdent deux noyaux, parfois un noyau plus volumineux provenant de leur fusion,

alors que les cellules nourricières externes sont encore uninucléées.

Le développement est le même chez *D. Stramonium* et chez *D. arborea*. Dans cette dernière espèce, les assises pariétales sont plus nombreuses (\*) [fig. 20]. Ce schéma doit être considéré comme typique ; chez toutes les Solanées que nous avons étudiées, nous le retrouvons très exactement.



**Datura arborea.** — FIG. 22, une portion de l'anthere avant la contraction synaptique : *te*, *ti*, tapis externe, tapis interne ; *cmp*, cellules mères polliniques (gr. : 1.000).

II. La description suivante se rapporte au *D. arborea*.

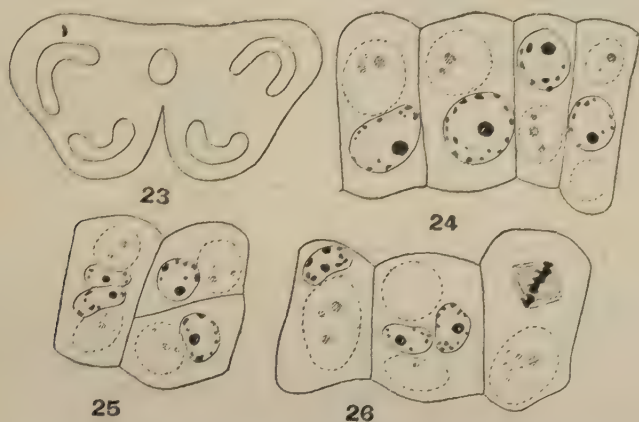
Un peu avant la contraction synaptique des cellules mères polliniques, les cellules nourricières externes sont hautes, régulières. Le noyau possède un nucléole unique ; le protoplasme est creusé de

vacuoles parfaitement définies. Le tapis interne est formé de cellules de section carrée ou polygonale, à protoplasme également vacuolaire ;

1. La différence que présentent à ce point de vue *Datura arborea* d'une part, *Datura Stramonium* et *D. Tatula* d'autre part, est intéressante à retenir parce que la première espèce est rapportée par divers auteurs, non au genre *Datura*, mais au genre *Brugmansia* (*D. arborea* L. = *Brugmansia candida* Pers.).

on y trouve soit deux noyaux, soit déjà un noyau unique provenant de la fusion des deux précédents (fig. 22).

Nous observons jusqu'à la fin de la période synaptique les phénomènes nucléaires habituels : cinèses et fusions. Les noyaux normaux initiaux possédant toujours un nucléole unique, il est facile de distinguer, par le nombre des nucléoles ou, lorsque ceux-ci sont fusionnés, par leur volume, les noyaux « polyvalents ». Les cinèses sont normales. Les images de fusion sont de tout point comparables à celles que nous avons décrites pour la *Belladone* par exemple (fig. 4). Les cellules à quatre noyaux *libres* sont rares ; il semble que la fusion des quatre noyaux s'effectue très rapidement ; l'existence de cellules tétra-



*Datura arborea*. — FIG. 23, l'étamine avant la contraction synaptique. FIG. 24, 25, 26, cellules du tapis externe pendant la période présynaptique (gr. : 1.000).

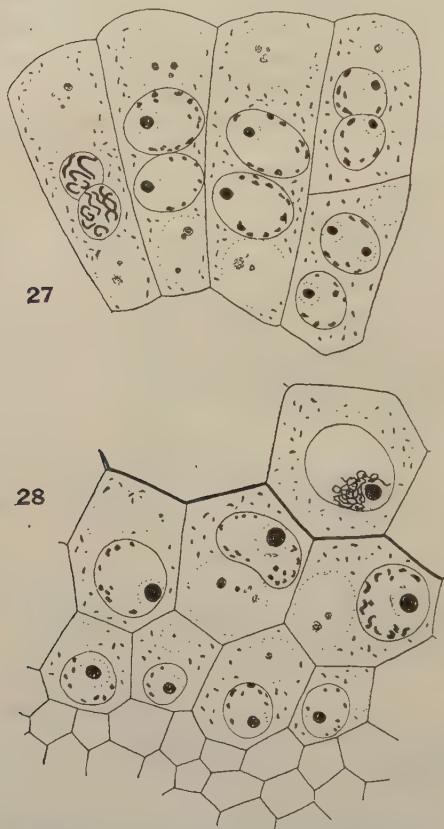
nucléées n'est cependant pas douteuse ; dans la figure 27, on observe dans l'une des cellules deux noyaux au début de la division. Signalons que chez *D. arborea* la première division du noyau de la cellule nourricière est souvent suivie de cloisonnement ; le tapis est alors formé de deux cellules superposées qui poursuivront parallèlement leur évolution (fig. 23, 27). Au sommet du placentois, on rencontre souvent aussi deux rangées de cellules nourricières (fig. 28) ; les cellules les plus profondes proviennent de la transformation de cellules végétatives du placentois ; elles sont, elles aussi, riches en protoplasme et vacuolaires ; les noyaux sont beaucoup plus volumineux, plus chromatiques que ceux des tissus végétatifs du placentois ; pourtant il est rare que l'on y observe deux noyaux. Cette transformation, que nous avons très rarement rencontrée chez d'autres genres, est à retenir en ce qui concerne les causes de la différenciation des cellules nourricières.

Les noyaux polyvalents peuvent se diviser : dans la figure 28, on observe dans un noyau du tapis interne les chromosomes libres. On retiendra surtout la figure 31, dans laquelle on a représenté les débuts d'une cinèse hyperchromatique remarquable. Dans trois coupes successives, on retrouve le même noyau, où les nucléoles sont encore intacts et où les chromosomes sont nettement formés, très nombreux,

allongés, sinueux, légèrement renflés parfois à leurs extrémités.

En même temps que se poursuivent les diverses transformations nucléaires, on remarque que les cellules du tapis ont accru nettement leurs dimensions et que la vacuolisation s'accroît jusqu'à provoquer parfois une déformation très nette du ou des noyaux par compression. Dans les vacuoles, on observe des globules de précipitation, surtout abondants après l'emploi des fixateurs chromiques et dont le nombre et le volume augmentent avec l'âge de la cellule; ce sont, d'après leurs réactions de coloration, des corpuscules semblables à ceux que DANGEARD<sup>(1)</sup> appelle corpuscules métachromatiques et qui nous semblent devoir être, d'après GUILLIERMOND<sup>(2)</sup>, considérés comme de nature tannoïdique.

Dans le cytoplasme, on peut caractériser des mitochondries granuleuses et



**Datura arborea.** — FIG. 27, cellules du tapis externe. FIG. 28, cellules du tapis interne, pendant la période de contraction synaptique (gr. : 1.000).

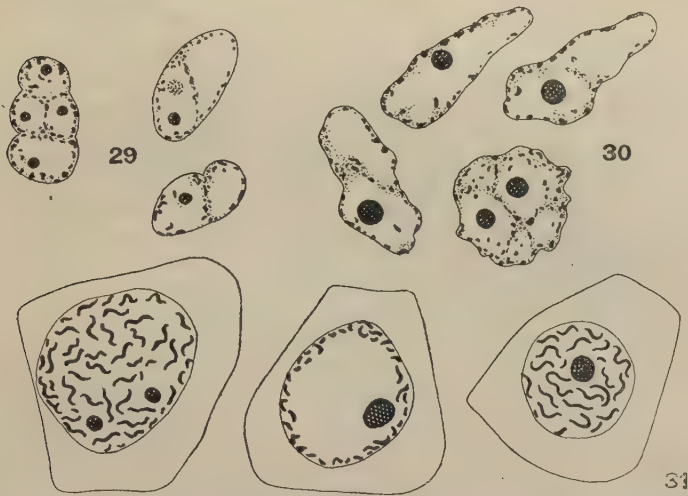
de très courts bâtonnets de même nature.

1. DANGEARD : Sur la nature du chondriome et son rôle dans la cellule. *C. R.*, 166, 1918, p. 439.

2. GUILLIERMOND : Métachromatine et composés phénoliques de la cellule végétale. *C. R.*, 166, 1918, p. 958.

Il n'y a pas d'amidon dans le tapis à ce moment, ni de grains graisseux ; ceux-ci existent parfois en petit nombre dans les cellules mères polliniques.

III. Les cellules des figures 32 à 34 appartiennent au tapis externe et correspondent à la période de formation des tétrades polliniques. Elles ont accru leurs dimensions, leur longueur surtout ; les cellules du tapis interne qui coiffent le sommet du placentotide ont subi un accroissement plus marqué encore et surtout plus rapide : comparer



**Datura arborea.** — FIG. 29, fusions nucléaires. FIG. 30, synkarions amiboïdes  
FIG. 31, trois coupes successives d'un même synkarion en cours de mitose  
(gr. : 1.000).

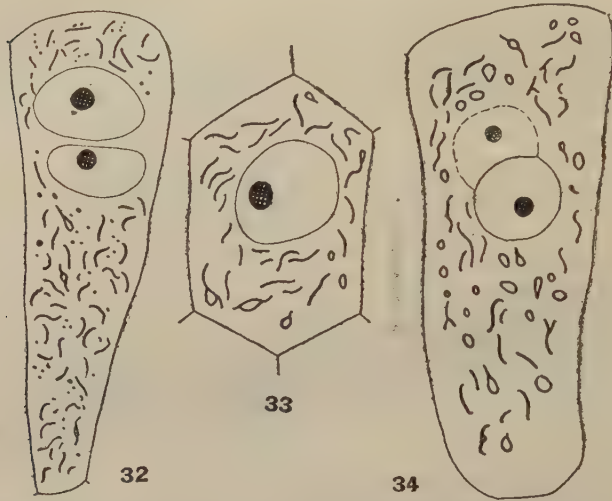
les cellules polygonales de la figure 28 aux cellules allongées de la figure 33.

Les cellules des figures 32, 33, 34 ont été fixées par le liquide de MEVES-DUESBERG et colorées suivant les techniques de BENDA et de REGAUD. En 32, le protoplasme est finement granuleux ; les vacuoles ont disparu. On observe de très nombreux chondriocotes, assez minces, légèrement flexueux ; quelques-uns sont légèrement renflés à leurs extrémités ; d'autres forment à l'une de leurs extrémités, ou sur leur trajet, des renflements. Tous ces aspects, bien connus depuis les travaux de GUILLIERMOND, correspondent à la formation de plastides, d'amidon, de corpuscules graisseux.

Les cellules des figures 33 et 34 sont un peu plus âgées que la précédente. Le cytoplasme y est plus grossièrement granuleux ; les élé-

ments du chondriome sont un peu plus volumineux. Les images correspondant à la formation de plastides sont plus nombreuses ; on trouve aussi de nombreuses vésicules dont l'origine mitochondriale n'est pas douteuse : les unes sont des plastides chez lesquels les extrémités du chondrioconte générateur ont disparu ; d'autres proviennent de l'altération du chondriome ; c'est aussi à l'altération du chondriome que sont dues les formes ramifiées de chondriocontes que l'on rencontre assez fréquemment.

L'amidon n'est guère plus abondant que tout à l'heure, mais il y a



**Datura arborea.** — FIG. 32, 33, 34, évolution du chondriome des cellules nourricières (gr. : 1.000).

accumulation des granulations graisseuses, comparable à ce qu'on observe chez la Belladone.

A ce moment de l'évolution, les fusions nucléaires peuvent être considérées comme achevées ; les cellules encore binucléées le demeureront par la suite. Mais la structure du noyau se modifie très fréquemment de façon curieuse. La figure 35 représente quelques-unes des énormes cellules nourricières qui coiffent le placentoïde ; on remarquera le polymorphisme des noyaux, de taille inégale et de forme variable, possédant un ou plusieurs nucléoles, riches en chromatine ; celle-ci est surtout répartie à la périphérie du noyau, au contact d'un réseau nucléaire assez facilement reconnaissable. C'est à des cellules semblables à celles-ci qu'appartiennent les noyaux de la figure 30, ils sont remarquables par leur aspect amiboïde ; les déformations les plus fréquemment observées consistent dans l'allongement du noyau parallè-

lement au grand axe de la cellule. Ces déformations ne sont pas spéciales au *D. arborea*, mais c'est dans ce genre que nous en avons trouvé les exemples les plus frappants.

IV. La dégénérescence du tapis commence de bonne heure, dès que le grain de pollen commence à épaissir sa paroi et les altérations du chondriome remarquées dans la figure 34 en sont la première manifestation. A ce moment la cellule nourricière a modifié sa paroi :



*Datura arborea*. — FIG. 35, cellules du tapis interne  
au sommet du placentotide (gr. : 1.000).

celle-ci est partout cutinisée; en bordure du sac, elle est doublée de granulations se colorant plus fortement que la membrane elle-même par les réactifs de la cutine.

Le cytoplasme se rassemble en masses à contours assez bien définis, laissant un large espace vide dans la cellule; la masse protoplasmique contractée, finement granuleuse, est elle-même creusée de vacuoles. Au stade que nous avons dessiné (fig. 36) on ne trouve plus de chondriocontes; on n'observe plus que des grains de précipitation et des vésicules : les premiers, exclusivement dans les vacuoles, sont de nature tannoïdique ou phénolique; les secondes peuvent se rencontrer dans les vacuoles ou dans le protoplasme; leur paroi se colore très fortement par le violet cristal; elles peuvent s'agglomérer en donnant de petites masses spumeuses; elles ne renferment pas d'amidon; elles

représentent les restes du chondriome et des vésicules. Dans une note parue en 1919<sup>(1)</sup> nous les avons considérées comme identiques aux vésicules deutoplasmiques de ORMAN. Nous dirons dans la discussion générale de ce travail comment nous avons renoncé à cette interprétation. Enfin, la cellule est remplie de très nombreuses et très grosses inclusions osmiophiles; fixées au liquide de FLEMMING et colorées par la safranine, les coupes présentent le même aspect que les cellules de la Belladone de la figure 12.

Envisageons maintenant les modifications nucléaires. Dans la figure 36 on reconnaît bien le contour sinueux des noyaux, identique à celui que possèdent les noyaux amiboïdes décrits tout à l'heure. Mais le contenu nucléaire est profondément modifié; il n'y a plus de nucléole reconnaissable et, vers la surface sont réparties de très nombreuses granulations de chromatine, beaucoup plus petites qu'aux stades précédents et moins facilement colorables. Puis, les noyaux diminuent fortement de volume; ils ont un contour légèrement irrégulier, et, comme chez les précédents, on y reconnaît seulement de petits grains de chromatine. Il y a donc diminution de volume du noyau en même temps qu'appauvrissement en chromatine.

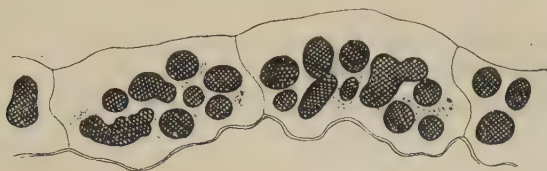
*Datura arborea*. — FIG. 36, dégénérescence granulo-alvéolaire et caryolyse : n, noyaux; v, vésicules (gr. : 1.000).

La dégénérescence se poursuivant, on ne trouve plus bientôt dans la cellule affaissée sur elle-même que de grosses masses osmiophiles avec quelques débris de protoplasme granuleux (fig. 37). A ce moment, le pollen est mûr, l'étamine parfois ouverte.

*Datura Stramonium* et *D. Tatula*. — Chez ces deux espèces, le développement est absolument identique. Il est dans les deux cas parallèle à celui que nous avons longuement décrit chez *D. arborea*. On ne peut guère indiquer comme différence sensible que les dimensions des cellules, beaucoup moins hautes que chez *D. arborea*. Le

1. MASCRÉ : Sur le rôle de l'assise nourricière du pollen. C. R., 168, 1919, p. 1120.

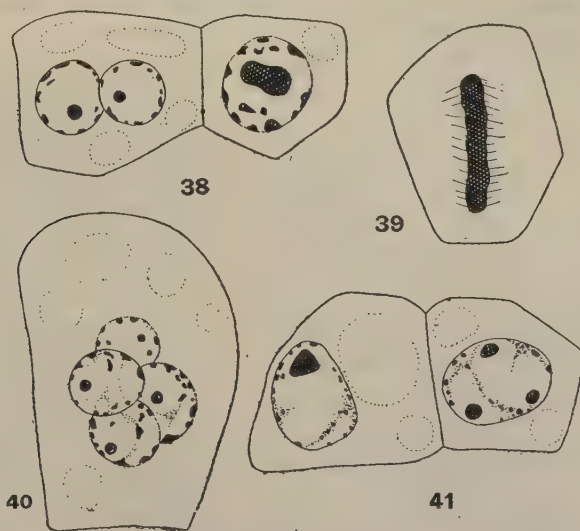
parallélisme de leur évolution avec celle des cellules du *D. arborea* est parfaitement établi par l'examen des figures (fig. 38 à 41).



**Datura arborea.** — FIG. 37, restes du tapis au moment de la déhiscence staminale (gr. : 1.000).

**Localisation des alcaloïdes.** — Les résultats sont les mêmes que pour la Belladone.

**Région suturale.** — La région suturale n'est pas spécialement différenciée. On observe parfois un cloisonnement tangentiel de quelques



**Datura Tatula.** — FIG. 38, cellules nourricières externes pendant la période synaptique. FIG. 39, une cinèse hyperchromatique. FIG. 40, cellule nourricière tétranucléée. FIG. 41, synkarion (gr. : 1.000).

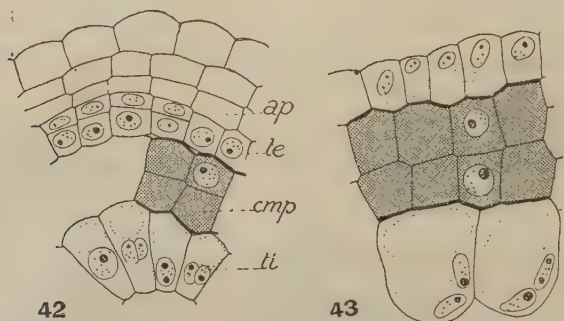
cellules épidermiques. Les cellules sous-épidermiques sont petites; elles ne renferment jamais d'amidon; elles sont, cela excepté, absolument semblables aux cellules de la cloison.

## Nicandra

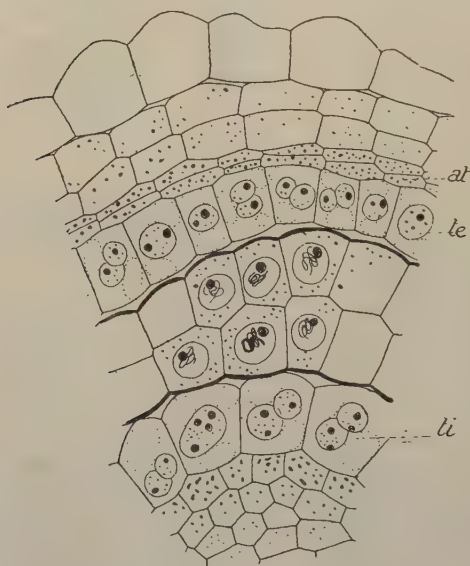
(*N. physaloides* Desf.).

Par le développement de l'étamine, le genre *Nicandra* se rapproche plus particulièrement du genre *Atropa*.

Les cloisonnements initiaux sont les mêmes. Pourtant les assises



**Nicandra physaloides.** — FIG. 42, cloisonnement du tapis externe : *te*, *ti*, tapis interne ; *ap*, assises pariétales ; *cmp*, cellules mères polliniques. FIG. 43, tapis externe, étamine un peu plus âgée (gr. : 1.000).



**Nicandra physaloides.** — FIG. 44, répartition des grains osmiphiles pendant la contraction synaptique : *at*, assise transitoire ; *ti*, *te*, tapis interne, tapis externe (gr. : 750).

pariétales sont plus nombreuses et, tardivement, les cellules nourricières externes prennent une cloison tangentielle ; dans certains cas ce cloisonnement porte sur toute ou presque toute l'assise nourricière (fig. 43). Les cellules externes nées de ce cloisonnement tardif constitueront l'assise transitoire. En raison de ce phénomène, les cellules du tapis externe ne prennent que tardivement leurs caractères fonctionnels et le tapis interne présente sur lui une avance marquée (fig. 42 et 43.) Ce cloisonnement est intéressant pour l'étude de l'origine du tapis.

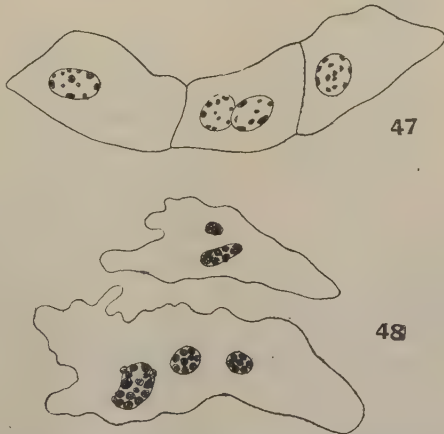
Un peu avant la période synaptique, les deux tapis sont remarquablement vacuolaires et cette vacuolisation, très marquée, s'est retrouvée dans toutes les préparations que nous avons observées, quel que soit le fixateur employé; il en résulte une déformation fré-



**Nicandra physaloides.** — Etamine mûre. Restes osmiophiles dans le tapis. FIG. 45 (gr. : 90). FIG. 46 (gr. : 1.000).

quente, par compression, du ou des noyaux (fig. 43). Lorsque les cellules polliniques sont en synapsis, on trouve généralement deux noyaux dans le tapis externe, quelquefois fusionnés, un seul noyau, tétravalent, ou deux noyaux bivalents plus volumineux, dans les cellules nourricières internes. Le chondriome est formé de mitochondries et de courts bâtonnets qu'on observe également dans les cellules polliniques.

A ce moment, la répartition des éléments osmiophiles est particulièrement frappante (fig. 44); ils sont abondants dans l'assise transitoire et dans les cellules du placentotide contiguës au tapis; il n'y en a pas dans celui-ci; on en trouve une quantité notable dans les cellules polliniques. Nous avons déjà signalé cette répartition chez la Belladone et chez le Da-



**Nicandra physaloides.** — FIG. 47, débuts de caryorhexis. FIG. 48, caryorhexis (gr. : 1.000).

tura ; nous l'avons retrouvée chez tous les autres genres étudiés.

L'évolution du chondriome et les phénomènes de dégénérescence sont analogues à ce que nous avons décrit chez la Belladone. Les cellules nourricières dégénérées sont très riches en inclusions grasses. Lorsque le pollen est mûr, l'assise mécanique formée, le tapis est encore représenté par les cadres cellulaires dans lesquels on trouve les énormes vésicules osmiophiles, souvent allongées en une sorte de « boudin », que nous avons représentées dans la fig. 46. On y trouve aussi quelques gouttelettes safraninophiles. Le pollen est bourré de grosses inclusions osmiophiles.

Le *Nicandra physaloides* se prête très bien à l'étude de la dégénérescence nucléaire et l'on y rencontre des images typiques de caryorhexis (fig. 47, 48).

La région suturale ne présente aucune particularité remarquable ; sa structure est la même que chez le *Datura*.

## **Lycium**

(*L. barbarum* L.).

La formation et la différenciation du tapis dans le genre *Lycium* sont conformes aux schémas déjà décrits pour le *Datura* ou la *Belladone* ; l'avance du tapis interne sur le tapis externe est réelle, mais peu marquée. L'apparition du chondriome se fait de même.



***Lycium barbarum*.**

— FIG. 49, débuts de dégénérescence du chondriome (gr. : 1.000).

Les coupes correspondant à la figure 49 ont été fixées par le mélange d'azotate d'uranyle et d'acide osmique de CHAMPY et colorées : les unes par la méthode d'ALTMANN, les autres par les méthodes de REGAUD et d'HEIDENHAIN. Le chondriome, très bien fixé, commence à dégénérer ; on trouve des chondriocontes un peu épaissis, parfois ramifiés, mais surtout de longues formes filamenteuses et sinueuses (formations spiraloïdes des auteurs) et des vésicules. Les noyaux sont encore riches en chromatine ; les nucléoles ne sont plus reconnaissables.

Les images de dégénérescence nucléaire sont surtout des images de caryorhexis. Il y a en même temps dégénérescence grasseuse et granulo-alvéolaire du cytoplasme.

Dans la région suturale, il n'y a pas de cloisonnements de l'épi-

derme; les cellules sous-épidermiques ont donné un massif de cellules dont les limites sont parfaitement reconnaissables et dans lequel on trouve généralement de l'oxalate de calcium.

### **Capsicum**

(*C. annum* L.).

Les étamines que nous avons fixées présentaient presque toutes une dégénérescence plus ou moins marquée analogue à celle que nous signalons et décrivons d'autre part dans le genre *Solanum*.

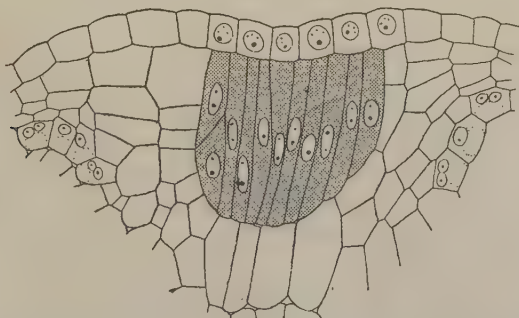
Nous avons pu constater pourtant chez quelques sacs ayant subi l'évolution normale que celle-ci s'effectue à la manière habituelle. La différenciation du tapis interne est *extrêmement* précoce. Comme chez *Solanum Dulcamara*, il est binucléé et fortement vacuolaire, souvent, avant que les cloisonnements pariétaux soient achevés.

Dans la région suturale, les cellules sous-épidermiques, un peu allongées, sont de très bonne heure vides de tout contenu vivant et renferment de l'oxalate de chaux en abondance.

### **Physalis**

(*P. Alkekengi* L.).

Le développement de l'anthère chez *Physalis Alkekengi* ne présente aucune particularité remarquable à signaler dans l'évolution du tapis.



**Physalis Alkekengi.** — FIG. 50, région suturale au moment de la libération des jeunes grains de pollen (gr. : 400).

Lorsque, chez les cellules mères polliniques, se réalise la contraction synaptique, le tapis est très fortement vacuolaire, la précipitation des tannoïdes dans les vacuoles est abondante; les noyaux sont rela-

tivement petits et pourvus d'un seul nucléole. Le chondriome commence à dégénérer au moment de la libération des jeunes grains de pollen; les inclusions graisseuses sont, à ce moment, assez abondantes, mais peu volumineuses.

La différenciation de la région suturale est très précoce et très caractéristique. Au moment de la contraction synaptique, on remarque (fig. 50) que les cellules épidermiques se distinguent par la richesse de leur protoplasme et par la chromaticité marquée de leur noyau. Les cellules sous-épidermiques sont extrêmement allongées, les noyaux y sont eux-mêmes très allongés. Quelques-unes de ces cellules sont parfois cloisonnées. Dans le protoplasme, on distinguera bientôt des granulations et des bâtonnets courts de nature mitochondriale; il n'y a jamais d'amidon, mais bientôt de nombreuses inclusions graisseuses; les globules graisseux se forment au niveau de plastides d'origine mitochondriale. Il n'y a pas de cloisonnements tangentiels de l'épiderme ou des cellules sous-jacentes.

Plus tard, ces cellules se vident de tout contenu vivant, se désagrègent; la présence d'oxalate de calcium n'est pas constante; tout ce massif sous-épidermique finit par se détruire complètement, facilitant ainsi la déhiscence par destruction de la cloison interlogettes à son extrémité.

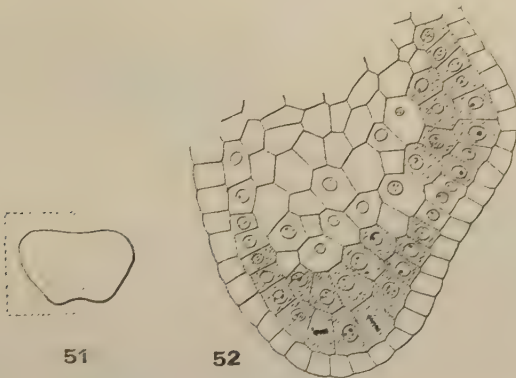
## Solanum

(*S. Dulcamara* L., *S. nigrum* L., *S. tuberosum* L.).

Ce qu'il y a de plus remarquable dans le développement de l'anthère des *Solanum*, c'est la *différenciation extrêmement précoce du tapis interne*. Dans la figure 52 (*S. Dulcamara*) l'étamine forme encore une masse homogène, à peine marquée aux quatre angles d'un très léger saillant. L'assise sous-épidermique n'a subi encore aucune segmentation. Déjà, pourtant, les cellules situées immédiatement au-dessous d'elle sont remarquables par la richesse de leur protoplasme, finement granuleux, beaucoup plus abondant que celui des cellules plus profondes du massif staminal. L'assise sous-épidermique donne, comme de coutume, l'assise sporogène et l'assise pariétale primordiale; celle-ci donne à son tour l'assise nourricière externe et l'assise pariétale définitive (fig. 53). Il y a, à ce moment, deux rangées de cellules mères polliniques primordiales. L'assise nourricière interne, fournie par la deuxième assise sous-épidermique que nous avons décrite précédemment, est très fortement différenciée; les cellules sont fortement vacuolaires et renferment deux noyaux qui, souvent, sont déjà fusionnés; au-dessous de ces cellules, parfois, certains éléments plus profonds du placentotide ont eux-mêmes évolué dans le même

sens. Il y a donc là une différenciation du tissu nourricier interne d'une précocité exceptionnelle, que nous retrouvons chez *S. tuberosum* et chez *S. nigrum*. La fig. 56 représente : deux cellules du tapis externe, deux cellules du tapis interne appartenant à une même étamine au stade synaptique. (Il y a, à ce moment, quatre rangées de cellules mères polliniques définitives.) On voit que la différence entre les cellules nourricières externes et les cellules internes est énorme.

Plus tard, les phénomènes nucléaires, l'apparition du chondriome, la dégénérescence du tapis ne présentent que des particularités secondaires. Ainsi, la membrane de la cellule est ornée de ponctuations lignifiées analogues à celles que nous avons déjà rencontrées



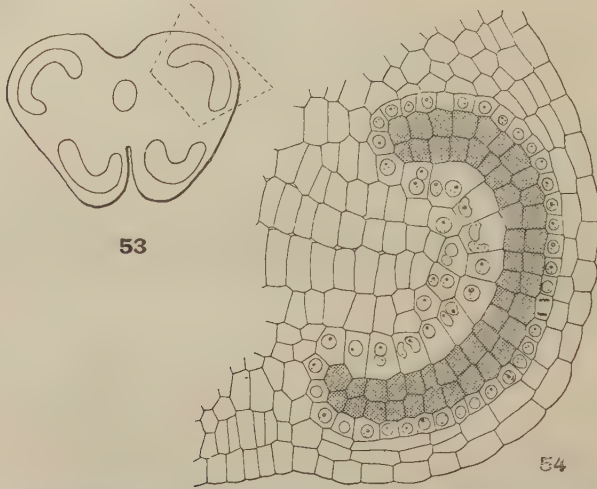
**Solanum Dulcamara.** — Etamine très jeune, avant le premier cloisonnement tangentiel sous-épidermique. FIG. 51 (gr. : 96). FIG. 52 (gr. : 650).

(*Datura*, *Belladone*), mais beaucoup plus volumineuses chez *S. tuberosum* et *S. nigrum*; elles sont moins marquées chez *S. Dulcamara*. Au cours de la dégénérescence du chondriome, on observe chez *S. tuberosum* de très nombreuses formations spiraloïdes, provenant, sans aucun doute, de l'éclatement des vésicules de dégénérescence (fig. 59).

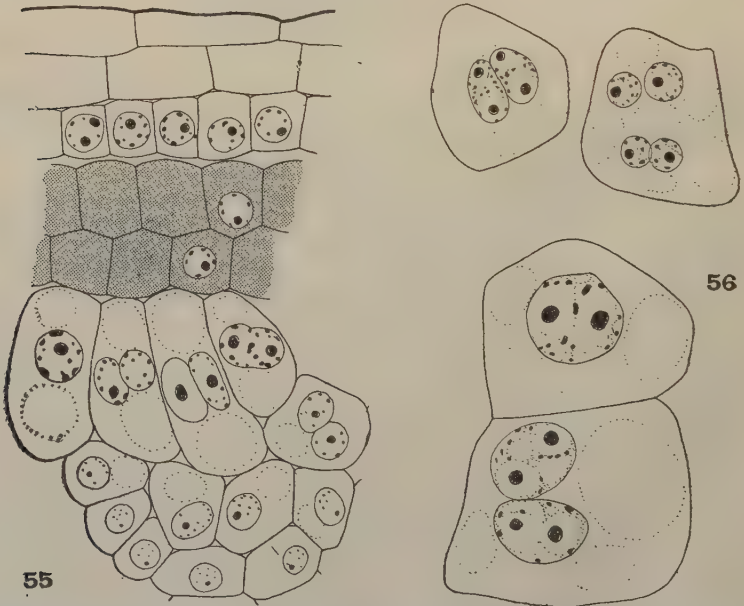
Aux derniers stades de la dégénérescence chez les *Solanum*, la membrane se plisse et s'affaisse; les ponctuations lignifiées demeurent intactes et persisteront jusqu'à la fin au long des parois, appliquées, par leur affaissement extrême, sur les bords internes du sac pollinique. Le contenu cellulaire est fortement contracté, granuleux; on y trouve des inclusions grassieuses; le noyau est encore reconnaissable.

La dégénérescence nucléaire se fait par chromatolyse. Aux débuts de celle-ci, nous avons souvent remarqué au voisinage du noyau des inclusions massives, fortement colorables, bien distinctes des

restes du chondriome qu'on observe à ce moment (fig. 60). De tels éléments sont de ceux que l'on a pu, plus ou moins justement, consi-



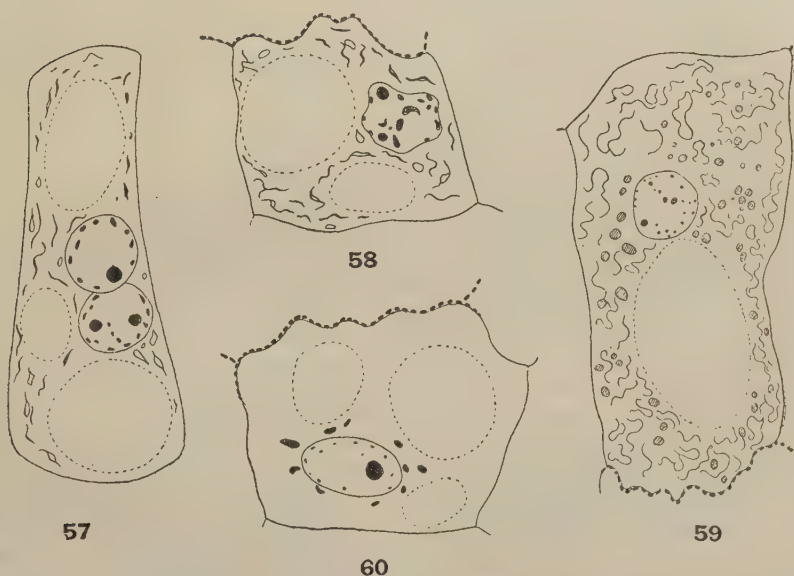
**Solanum Dulcamara.** — Etamine avant la fin des cloisonnements pariétaux. Différenciation très précoce du tapis interne. FIG. 53 (gr. : 90). FIG. 54 (gr. : 650).



**Solanum Dulcamara.** — FIG. 55, une portion de la figure 54, à un plus fort grossissement. FIG. 56, cellules du tapis externe (en haut) et du tapis interne pendant la période synaptique (gr. : 1.000).

dérer comme des chromidies, constituées par les substances basichromatiques expulsées du noyau. Nous n'avons rien observé d'analogue dans d'autres genres.

La région suturale est peu différenciée : quelques cloisonnements épidermiques et sous-épidermiques, seulement, s'y reconnaissent ; il y apparaît tardivement des cellules oxalifères ; on retrouve quelques



**Solanum Dulcamara.** — FIG. 57, cellules nourricières au moment de la libération des jeunes grains de pollen. **Solanum tuberosum.** FIG. 58, cellules nourricières aux débuts de la dégénérescence. FIG. 59, cellule nourricière plus âgée : chromatolyse, formations spiraloïdes. FIG. 60, formations chromidiales [?] (gr. : 1.000).

cellules à sable dans la paroi interlogettes et dans le connectif chez *S. tuberosum*, ce que nous n'avons jamais rencontré chez d'autres genres.

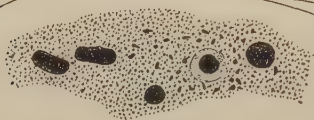
**Dégénérescence pathologique du tapis.** — On observe souvent chez les *Solanum* une dégénérescence anormale du tapis, qu'accompagne toujours un arrêt de développement du pollen. Les premiers signes de cette transformation apparaissent en général avant la contraction synaptique. Elle consiste essentiellement en la formation d'un syncytium granuleux bourré de volumineuses inclusions fortement basophiles (fig. 61, 62).

Les cloisons cellulaires disparaissent. Les noyaux sont très fortement colorés ; il semble qu'aux débuts il y ait augmentation consi-

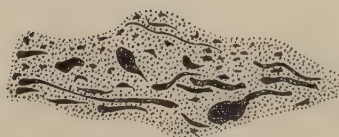
dérable du nucléole, qu'entoure une masse homogène dans laquelle, ni les grains de chromatine, ni le réseau nucléaire ne sont plus reconnaissables. Puis le noyau tout entier se colore uniformément par l'hématoxyline; son volume diminue, la masse nucléaire semble se dissoudre. Lorsque les noyaux ont disparu, on observe dans la masse syncytiale de très volumineuses inclusions, massives, souvent extrêmement allongées, qui se colorent très fortement par les colorants nucléaires. Le syncytium se désagrège en masses irrégulières

éparses au hasard dans la cavité pollinique, mêlées aux grains de pollen flétris.

Les causes de cette dégénérescence nous sont encore assez obscures. Pourtant, il semble qu'on puisse les rapporter à une infection pathologique. On peut en effet remarquer, parfois, l'existence de cellules végétatives dégénérées présentant les mêmes inclusions que nous avons décrites. On verra, par exemple, une traînée de cellules semblables débutant à l'épiderme et gagnant le tapis en un point. C'est alors que la dégénérescence gagne de proche en proche l'ensemble des cellules nourricières; cela



61



62

**Solanum Dulcamara.** — FIG. 61 et 62, dégénérescence pathologique précoce du tapis (gr. : 700).

s'observe très bien sur des coupes longitudinales de l'étamine. Dans une anthère de *Solanum tuberosum*, nous avons même observé une bande de tissus dégénérés unissant à travers le connectif deux sacs polliniques. Nous n'avons jamais pu mettre en évidence dans les tissus dégénérés ni bactéries, ni filaments mycéliens.

C'est dans le genre *Solanum* que nous avons d'abord remarqué ces phénomènes. Nous les avons retrouvés chez le *Capsicum annuum*; dans cette espèce, presque toutes les étamines que nous avons observées avaient subi cette dégénérescence. On les rencontre encore assez fréquemment chez la Tomate, chez le Tabac, beaucoup plus rarement chez les autres espèces étudiées. Dans tous les cas, les aspects observés sont exactement les mêmes. Il faut retenir aussi que, dans une même étamine, une des loges peut demeurer normale jusqu'au bout, les autres loges étant dégénérées. De même, il existe des étamines absolument normales à côté d'étamines totalement dégénérées.

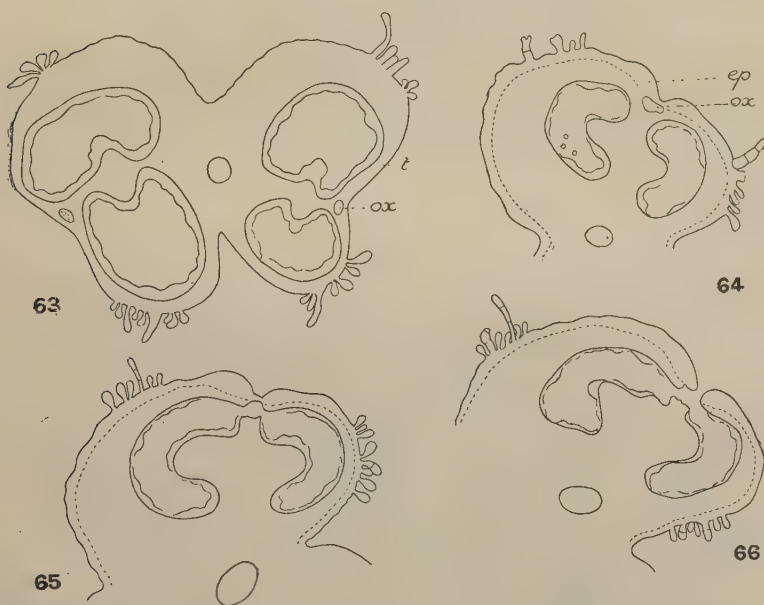
Il y a donc là un phénomène, assez énigmatique, particulièrement intéressant et qui méritera d'être repris en détail dans une étude spéciale.

### **Lycopersicum**

(*L. esculentum* Mill.).

Le développement de l'étamine est particulièrement comparable à celui de l'étamine des *Solanum* et sa description détaillée n'ajouterait rien à ce que nous avons dit à propos de celle-ci.

Le tapis interne est différencié avant l'achèvement des cloisonne-



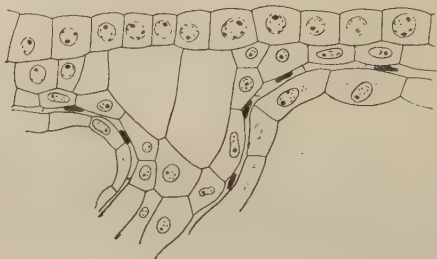
**Lycopersicum esculentum.** — FIG. 63 à 66, phases successives de la déhiscence staminale : ox, plage oxalifère ; ep, épiderme ; t, tapis (gr. : 90).

ments pariétaux. La membrane de la cellule nourricière, comme chez les *Solanum*, est riche en ponctuations lignifiées volumineuses. La dégénérescence s'effectue de la même manière.

L'étude de la région suturale et de la déhiscence est, chez la Tomate, extrêmement intéressante. Comme chez les *Solanum*, on trouve seulement quelques cellules fibreuses au sommet de l'anthère ; pourtant l'étamine s'ouvre longitudinalement. Nous en allons voir les raisons.

Quand on considère (fig. 67) l'étamine au moment de la libération

des jeunes grains de pollen, on observe dans la région suturale un espace clair formé de trois à cinq grandes cellules, vides de tout noyau



**Lycopersicum esculentum.** — FIG. 67, région suturale au moment de la libération des jeunes grains de pollen (gr. : 600).

et de tout contenu protoplasmique et renfermant de l'oxalate de calcium pulvérulent plus ou moins abondant. Il y a eu seulement agrandissement et dégénérescence des cellules sous-épidermiques



**Lycopersicum esculentum.** — FIG. 68, région suturale un peu avant la déhiscence staminale : *ox*, plaque oxalifère ; *a*, *a'*, *b*, lignes de rupture (gr. : 600).

primitives, sans cloisonnements tangentiels. L'épiderme est formé d'une assise de petites cellules carrées, non dédoublées, riches en protoplasme finement granuleux.

Plus tard, les cellules épidermiques se modifient. Au centre même, elles demeurent petites, riches en protoplasme granuleux; mais à droite et à gauche de ce groupe central les cellules se développent fortement. Elles deviennent très hautes et leurs membranes s'épaississent et se cutinisent (fig. 68). Au moment de la déhiscence, il y aura destruction de la cloison qui sépare les logettes par déchirure suivant les deux lignes *a*, *a'*; un peu plus tard, l'épiderme se déchirera en *b* et la déhiscence sera complète.

Il n'est pas douteux que le développement particulier des cellules épidermiques leur permette de jouer un rôle actif à la déhiscence et, si l'on considère que, presque toujours, elles ont une paroi entièrement cutinisée, sinon lignifiée, elles deviennent, jusqu'à un certain point, comparables à des cellules mécaniques.

En dehors de ces cellules, des poils, placés à quelque distance de la région suturale, jouent probablement aussi un rôle dans la déhiscence en raison de leur sensibilité aux modifications de l'humidité atmosphérique. Ces poils sont très nombreux. La plupart sont unicellulaires, papilleux, possédant une paroi légèrement cutinisée; d'autres, moins nombreux, sont pluricellulaires unisériés, parfois très allongés; leur extrémité est atténuée et non renflée comme celle des poils papilleux.

CHATIN<sup>(1)</sup> avait remarqué dans l'anthère de la Tomate l'existence de ces poils et le développement des cellules épidermiques au voisinage de la ligne de suture, sans pourtant les décrire d'une façon détaillée; il n'a pas remarqué, par contre, l'existence de la plage oxalifère sous-épidermique et considère qu'il n'y a pas destruction de la cloison avant la déhiscence. Il invoque l'exemple de la Tomate en faveur du rôle possible de l'épiderme staminal dans la déhiscence de l'anthère.

Nous sommes convaincu que cette structure spéciale de l'épiderme de l'anthère chez *Lycopersicum esculentum* joue un rôle efficace dans l'ouverture de l'étamine; c'est, sans aucun doute, à cause de cela que la déhiscence, au lieu d'être poricide, comme chez les *Solanum*, est longitudinale. Le fait n'est pas sans un certain intérêt général parce qu'il montre qu'il y a probablement exagération à faire de l'assise mécanique, dans tous les cas, l'agent essentiel de la déhiscence de l'anthère, à l'exception de l'épiderme.

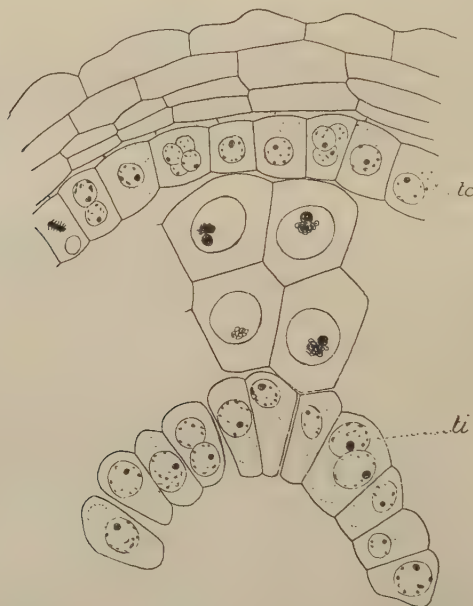
### Hyoscyamus

(*H. niger* L., *H. albus* L.),

L'évolution de l'étamine s'est montrée identique chez *Hyoscyamus albus* L. et *H. niger* L.

1. *Loc. cit.*, p. 59 et suiv.

Les premiers cloisonnements s'effectuent suivant le type habituel. La figure 69 représente une portion de l'étamine au stade synaptique. Les cloisonnements pariétaux s'achèvent. Le tapis externe est formé de cellules de section carrée pourvues de un à quatre noyaux, les phénomènes de cinèse et de fusion se réalisant comme chez la Belladone. Le tapis interne est un peu plus avancé dans son évolution et ses cel-



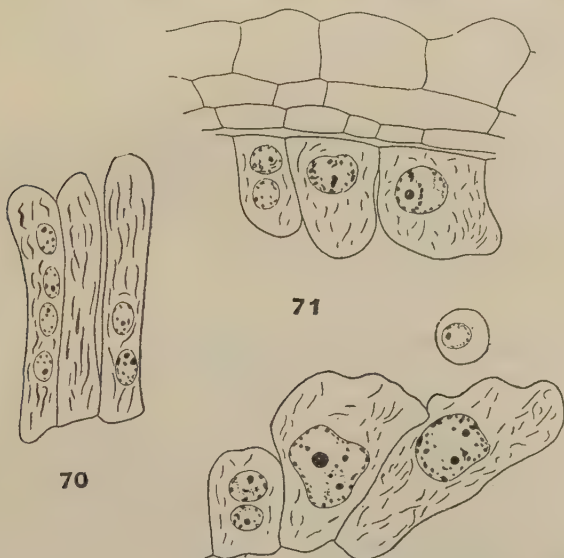
**Hyoscyamus niger.** — FIG. 69, une portion de l'anthere au stade synaptique : *te*, *ti*, tapis externe, tapis interne (gr. : 700).

lules, très hautes, renferment toutes des noyaux polyvalents. Le cytoplasme est, suivant les coupes observées, plus ou moins alvéolaire et son chondriome est formé d'éléments granuleux, ou très légèrement allongés. Les noyaux possèdent un nucléole unique, les noyaux polyvalents en possèdent, au moins transitoirement, plusieurs. La chromatine forme de gros amas de forme irrégulière disposés surtout à la périphérie du noyau. Le réseau nucléaire est assez difficile à mettre en évidence. BONNET reconnaît aux noyaux de la Jusquiame une structure particulière (1) : amas chromatiques polyédriques disposés à la périphérie de la cavité nucléaire, et suivant un fin réseau polygonal de linéine. Sans doute cet aspect est très fréquent chez la Jusquiame, mais

1. *Loc. cit.*, p. 660.

il ne semble pas constituer une particularité très remarquable. De tels aspects se rencontrent ailleurs que chez la Jusquiame et dépendent beaucoup de la fixation.

Les figures 70 et 71 représentent quelques cellules du tapis au moment de la libération des jeunes grains de pollen. Le nombre et la dimension des noyaux sont très variables. Certaines cellules très allongées, appartenant au tapis interne, possèdent encore quatre noyaux, petits, allongés, disposés en file régulière; d'autres, deux



**Hyoscyamus niger.** — FIG. 70, 71, cellules nourricières diverses au moment de la libération des jeunes grains de pollen (gr. : 700).

noyaux bivalents. On distingue, dans deux cellules volumineuses appartenant au tapis interne et placées au sommet du placentotide, des noyaux énormes, de forme assez irrégulière; l'une de forme amiboïde. Dans toutes les cellules représentées, on distingue avec une netteté suffisante le chondriome, un peu altéré par le réactif (bichromate de potasse acétique); dans les cellules allongées, on reconnaît même parfaitement la forme des chondriocotes.

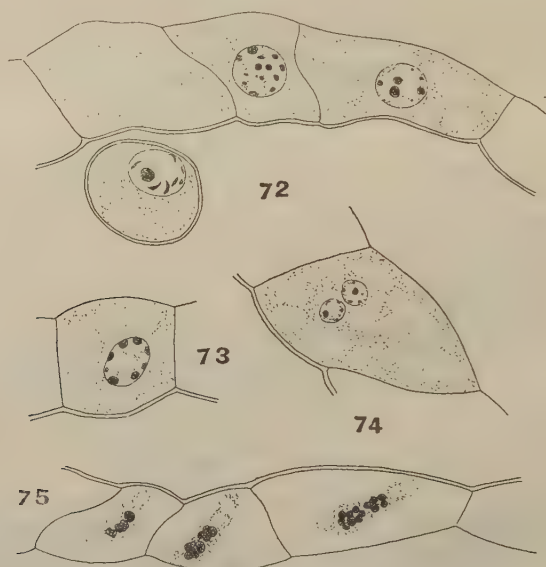
Les cellules du tapis poursuivront leur évolution exactement comme chez la Belladone, avec cette différence toutefois que les inclusions graisseuses y sont beaucoup moins abondantes.

La figure 72 représente les débuts de la dégénérescence.

La chromatine tend à se rassembler en boules disposées au pourtour du noyau. Cette disposition est très nette dans la figure 73. Les noyaux sont devenus parfois très petits conservant alors une structure

sensiblement normale (fig. 74). Le rassemblement de la chromatine en amas sphériques périphériques constitue les débuts d'une dégénérescence par caryorhexis dont on trouve les phases dernières, très caractéristiques, dans la figure 73, tandis que le cytoplasme se rassemble en une masse granuleuse au milieu de la cellule. Plus tard, un amas serré de grosses sphères se colorant très fortement par l'hématoxyline au fer, ou par la safranine, représente le noyau; la membrane nucléaire a disparu.

Nous avons fait, pour la localisation des alcaloïdes, les mêmes remarques que pour la Belladone et le Datura.



**Hyoscyamus niger.** — FIG. 72 à 75, dégénérescence granulo-alvéolaire et caryorhexis chez les cellules nourricières (gr. : 700).

L'évolution de la région suturale est une des plus simples que nous ayons observées chez les Solanées.

L'épiderme est formé de cellules petites, riches en protoplasme. Les cellules sous-jacentes ne subissent ni allongement, ni cloisonnement; elles demeurent longtemps vivantes, paraissent cependant vides de tout contenu lorsque l'étamine est sur le point de s'ouvrir; nous n'y avons pas observé d'oxalate de calcium pulvérulent. Elles semblent donc ne pas différer sensiblement des cellules plus profondes de la cloison interlogettes; pourtant, elles ne renferment jamais d'amidon. Les cellules épidermiques prennent assez souvent une cloison tangentielle et, souvent aussi, quelques-unes épaississent et lignifient légèrement leurs parois.

## Scopolia

(*S. carniolica* Jacq.).

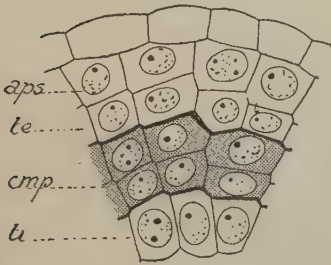
Nous n'avons aucune remarque particulière à signaler. La différenciation du tapis interne est un peu plus précoce que celle du tapis externe. L'évolution ultérieure s'effectue suivant les étapes déjà décrites. On retrouve successivement les grains et bâtonnets mitochondriaux pendant la période de contraction synaptique, les chondriocontes typiques au moment de la libération des grains de pollen, la dégénérescence avec formation de vésicules et accumulation des inclusions graisseuses.

La région suturale n'est pas différenciée. Les cellules y restent très petites et privées d'amidon.

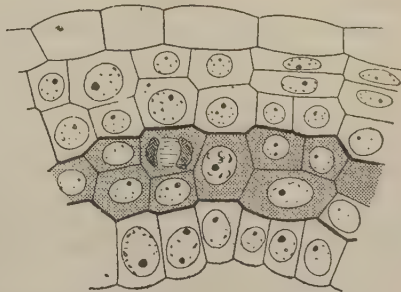
## Nicotiana

(*N. Tabacum* L., *N. gigantea* Hort., *N. rustica* L.).

Les trois espèces étudiées ne présentent pas de différence. Le développement de l'étamine s'effectue comme dans les genres précédem-



**Nicotiana rustica.** — FIG. 76, cloisonnement de l'assise pariétale primordiale : *te*, *ti*, tapis externe, tapis interne; *aps*, assise pariétale secondaire; *cmp*, cellules mères polliniques (gr. : 1.000).

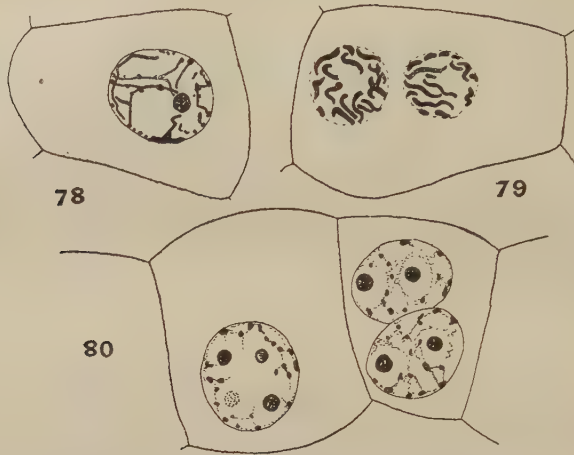


**Nicotiana rustica.** — FIG. 77, cloisonnement de l'assise pariétale secondaire (gr. : 1.000).

ment étudiés. On trouvera dans le genre *Nicotiana* un très bel exemple du développement particulier de la région suturale.

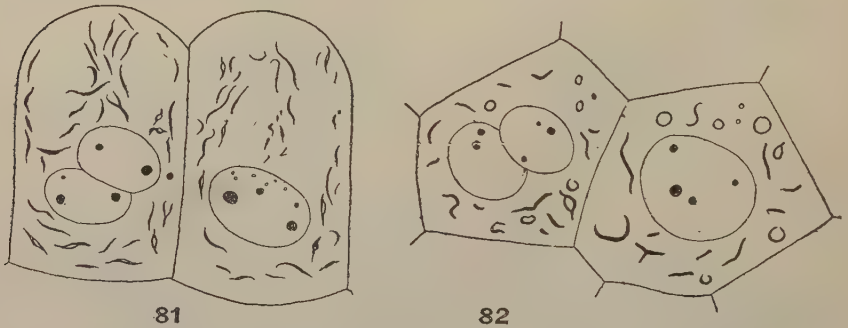
Les figures 76 et 77 représentent les premiers stades du développement chez *N. rustica*. Le premier cloisonnement des cellules sous-épidermiques détache l'assise sporogène; le second détache le tapis

externe; les cloisonnements suivants donnent naissance à deux ou trois assises pariétales. Ces cloisonnements sont donc conformes au schéma typique décrit chez le *Datura*. Le tapis interne se différencie de



**Nicotiana Tabacum.** — FIG. 78 à 80, cellules nourricières avec noyaux en cinèse et synkarions (gr. : 1.000).

bonne heure et ses caractères spéciaux apparaissent avant d'être reconnaissables dans le tapis externe. Il y a deux rangées de cellules mères polliniques primordiales. La paroi de l'étamine est de très bonne

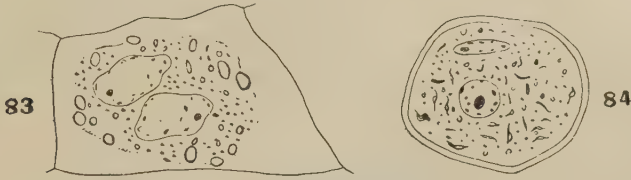


**Nicotiana Tabacum.** — FIG. 81 et 82, évolution du chondriome des cellules nourricières (gr. : 1.000).

heure riche en plastes bien différenciés, dont on peut reconnaître facilement l'orifice mitochondrial.

Les figures que nous avons données (fig. 78 à 84) montrent que les phénomènes nucléaires, l'évolution du chondriome, la dégénérescence

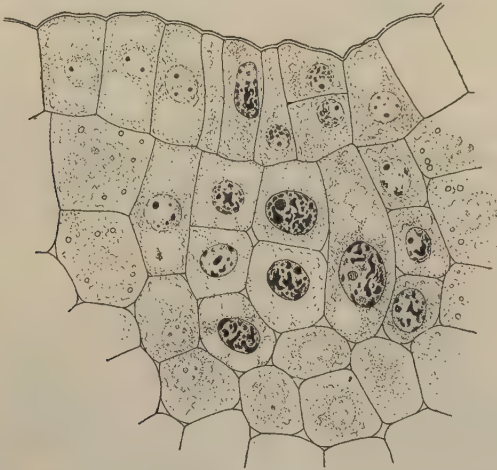
de la cellule s'effectuent de la manière déjà décrite. La dégénérescence nucléaire consiste presque partout en une contraction du noyau avec appauvrissement en chromatine; on trouve quelques noyaux en caryo-



**Nicotiana Tabacum.** — FIG. 83, dégénérescence du tapis.  
FIG. 84, un grain de pollen, binucléé, avec chondriome (gr. : 1.000).

rhexis. Les matières grasses sont beaucoup moins abondantes que chez le *Datura* ou la *Belladone*; leur évolution est la même.

Nous avons représenté (fig. 84) un grain de pollen dans lequel les deux noyaux : générateur et végétatif, sont formés. On y trouve des

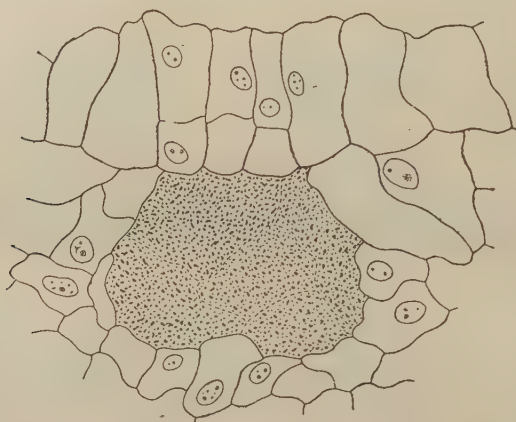


**Nicotiana Tabacum.** — FIG. 85, cloisonnement épidermique et sous-épidermique dans la région suturale (gr. : 1.000).

granulations grasses et de petits grains d'amidon. Le chondriome est formé de granulations, de courts chondriocotes et de petits plastides.

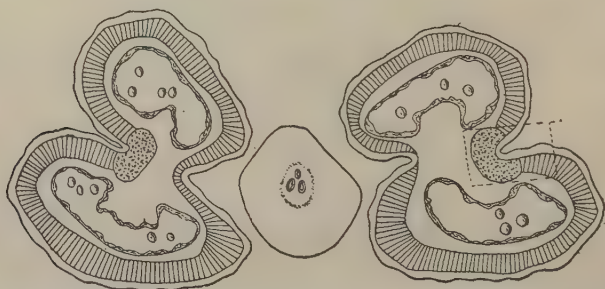
**Région suturale.** — Les figures 85 à 88 représentent l'évolution de la région suturale dans le genre *Nicotiana*. Elle est identique chez les trois espèces étudiées.

Au stade présynaptique, sous l'épiderme, quelques cellules sont remarquables par leur richesse en protoplasme et leur noyau est un peu plus volumineux que celui des cellules voisines. Quand les cel-



**Nicotiana Tabacum.** — FIG. 86, plage oxalifère sous-épidermique dans la région suturale (gr. : 1.000).

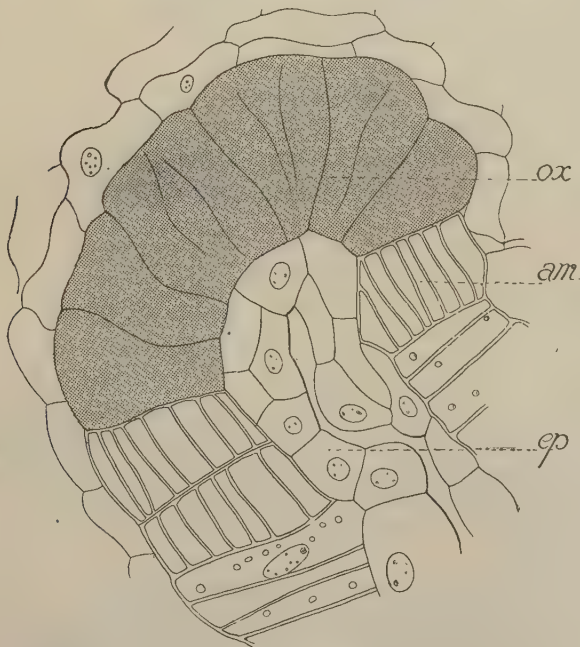
lules mères polliniques sont au stade synaptique, quelques cellules épidermiques se sont cloisonnées tangentiellement; des cloisonnements identiques se sont réalisés dans les cellules sous-épidermiques, donnant ainsi parfois naissance à une file de quatre ou cinq cellules superposées. La figure 85 correspond à la formation des tétrades; on



**Nicotiana rustica.** — FIG. 87, schémas de l'étamine un peu avant la déhiscence. Encadrée, la portion dessinée en 88 (gr. : 90).

y observe les mêmes cloisonnements. Les cellules nées des cloisonnements sous-épidermiques sont remarquables par leurs noyaux qui sont beaucoup plus volumineux que ceux des cellules voisines, et très chromatiques. Le protoplasme y est finement granuleux et vacuolaire

Un tel aspect des noyaux en cette région a été parfois observé et semble bien constituer un caractère particulier, dû à l'évolution spéciale des cellules. On remarquera dans les cellules voisines du parenchyme la présence de plastes et d'amidon qui manquent absolument dans les cellules du massif sous-épidermique, où l'on trouve seulement des granulations et de très courts bâtonnets mitochondriaux. Souvent aussi, les cellules sous-épidermiques se sont simplement allongées jusqu'à devenir quatre fois plus longues que larges, environ. Chez *N.*



**Nicotiana rustica.** — FIG. 88, région suturale un peu avant la déhiscence :  
 ox, plage oxalifère ; am, assise mécanique ; ep, épiderme (gr. : 1.000).

*Tabacum*, il y a généralement division des cellules sous-épidermiques ; chez *N. rustica* et chez *N. gigantea*, au contraire, leur cloisonnement est relativement rare : il y a presque toujours simple allongement ; cette différence entre les espèces n'est pas absolue.

Dans les cellules sous-épidermiques, le protoplasme bientôt devient moins abondant et les noyaux sont pauvres en chromatine, peu colorables, en même temps que leur volume, comparativement aux stades précédents, est nettement réduit. C'est le début de la dégénérescence. Celle-ci est complète dans la figure 86 ; sous l'épiderme cloisonné, on observe une plage oxalifère dans laquelle on distingue encore les débris des parois cellulaires.

Cette évolution de l'assise sous-épidermique dans la région suturale se retrouve à tous les niveaux de l'étamine. Il se constitue donc ainsi dans cette région tout un massif oxalifère. Celui-ci, comme nous en avons fait la remarque déjà chez diverses espèces, favorise la déhiscence de l'étamine en créant un point de moindre résistance.

La figure 87 représente un sac pollinique de *Nicotiana gigantea*. L'assise mécanique est formée. Dans la région suturale, au fond de l'étroit sillon qui sépare les deux loges, le massif oxalifère a terminé son évolution. A un grossissement plus fort (fig. 88) on reconnaît les cellules oxalifères. On remarquera que, tandis que les cellules de l'assise mécanique sont pourvues d'épaississements perpendiculaires à la surface de l'étamine, les cellules mécaniques qui sont au contact même du massif oxalifère ont des épaississements de direction inverse, parallèles à la surface de l'épiderme. Disons de suite que nous avons fait souvent la même remarque chez d'autres espèces.

### **Cestrum**

(*C. Parqui* L'Hérit.).

Aucune particularité remarquable. L'évolution du tapis est normale. Lorsque le pollen est binucléé, de nombreux lambeaux du tapis se dissocient (tapis errant), mais toujours on constate la persistance de cellules qui, peu à peu, perdent leur contenu. Le pollen est mûr avant que le tapis soit complètement détruit.

Dans l'épiderme et dans la paroi se forment des plastes bien différenciés.

Il n'y a pas de structure particulière à la région suturale.

### **Petunia**

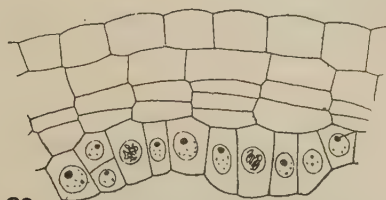
(*P. nyctaginiflora* Juss.).

L'évolution est la même dans toutes les étamines. Pourtant on observe toujours que trois d'entre elles sont un peu plus avancées que les deux autres dans leur évolution.

La formation des tapis externe ou interne est normale; le tapis interne est toujours différencié le premier; tandis que les cellules du tapis externe sont encore uninucléées, les cellules nourricières internes sont binucléées.

Les phénomènes nucléaires sont moins complexes que dans les genres précédemment étudiés. Beaucoup de cellules demeurent quadrinucléées, sans fusion nucléaire ultérieure (fig. 90), d'autres possèdent deux noyaux bivalents. Nous n'avons pas observé de gros noyaux

tétravalents, ni de cinèses hyperchromatiques. La figure 91 correspond à une étamine dans laquelle les grains de pollen sont libérés depuis peu. Le cytoplasme commence à s'alvéoliser; les inclusions



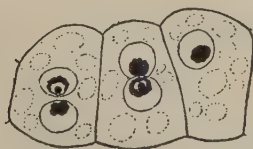
89



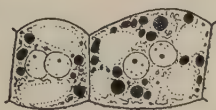
90

***Petunia nyctaginiflora*.** — FIG. 89, paroi staminale un peu avant la contraction synaptique. FIG. 90, cellules du tapis externe aux débuts de la dégénérescence (gr. : 700).

graisseuses deviennent plus nombreuses; le chondriome se transforme en vésicules. Au même moment, nous avons plusieurs fois observé une déformation du noyau qui correspond très exactement à



91



92



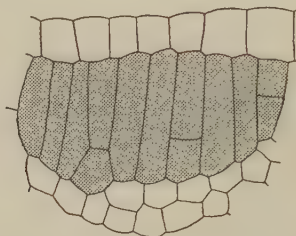
93

***Petunia nyctaginiflora*.** — FIG. 91, pyknose précoce. FIG. 92, dégénérescence grasseuse et granulo-alvéolaire des cellules nourricières. FIG. 93, restes du tapis un peu avant la déhiscence (gr. : 700).

des phénomènes de pyknose. Il y a donc ici dégénérescence nucléaire extrêmement précoce, sans que rien d'autre dans la cellule nourricière, ou dans le grain de pollen, paraisse différent de ce qu'on

observe dans le cas d'un tapis normal. Rien, en tout cas, ne permet de comparer cette contraction du noyau à la contraction synaptique.

Plus tard, la dégénérescence s'effectue à la manière habituelle : caryolyse et dégénérescence granulo-alvéolaire du plasma, avec augmentation considérable des inclusions graisseuses (fig. 92). Un peu avant l'ouverture de l'étamine, on observe encore dans la cellule une



**Petunia nyctaginiflora.** — FIG. 94, région suturale à la libération des jeunes grains de pollen (gr. : 400).

petite masse granuleuse fortement contractée (restes du plasma) avec de très nombreuses inclusions osmiphiles (fig. 93).

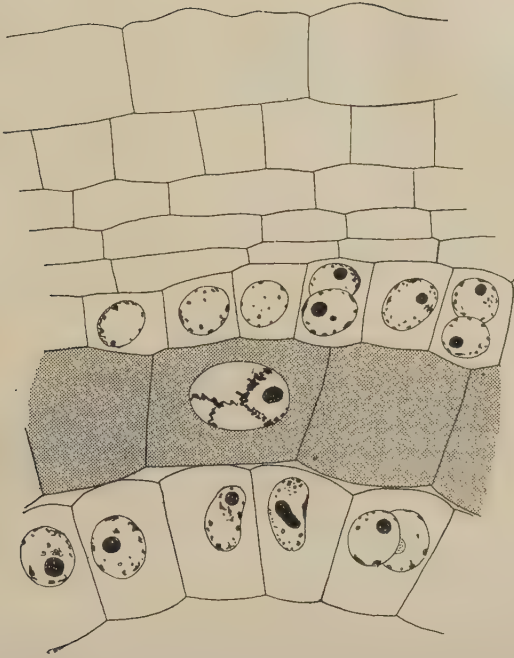
Dans la région suturale, de très bonne heure, les cellules sous-épidermiques s'allongent avec, parfois, un ou deux cloisonnements tangentiels. Elles sont riches en inclusions graisseuses, puis dégèrent avec apparition d'oxalate de calcium pulvérulent (fig. 94).

## Salpiglossis

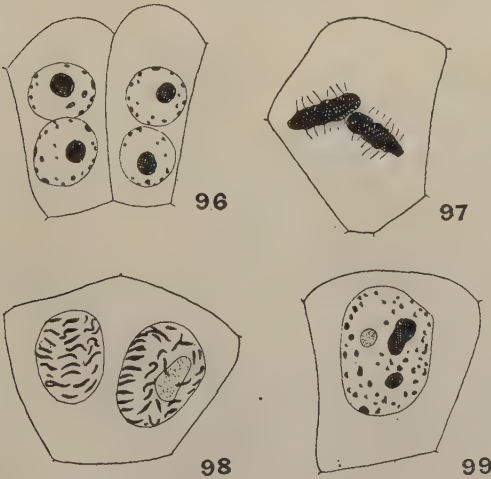
(*S. sinuata* Ruiz et Pav.).

L'étude du *S. sinuata* ne donne lieu à aucune remarque particulière et le développement de l'étamine est conforme aux types déjà décrits. On distingue très nettement dans la vie de l'assise nourricière les trois périodes de différenciation, d'élaboration et de dégénérescence. Nous avons représenté une portion de l'anthère au début de la période synaptique. Le tapis interne est spécialisé un peu avant le tapis externe. On remarquera que le nucléole est ici particulièrement volumineux. Nous avons représenté deux images de cinèse : en 97, deux plaques équatoriales volumineuses dont chacune correspond à la cinèse d'un noyau bivalent ; en 98, deux noyaux bivalents aux débuts de leur division et chez lesquels les chromosomes, très nombreux, sont parfaitement distincts.

La dégénérescence du cytoplasme est du type granulo-alvéolaire



**Salpiglossis sinuata.** — FIG. 95, une portion de l'anthère à la période synaptique (gr. : 900).



**Salpiglossis sinuata.** — FIG. 96, cellules binucléées du tapis externe. FIG. 97, deux cinèses hyperchromatiques. FIG. 98, deux mitoses conjuguées à leurs débuts. FIG. 99, un synkarion (gr. : 1.000).

déjà décrit. La dégénérescence du noyau se manifeste seulement par la diminution du volume et l'appauvrissement en chromatine.

Dans la région suturale, nous signalerons l'existence de cloisonnements tangentiels assez peu nombreux dans l'épiderme et surtout dans la région sous-épidermique. On y trouve tardivement un peu de sable cristallin.

## DEUXIÈME PARTIE

### CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

---

#### *Les trois phases de l'évolution du tapis.*

En exposant, pour chacun des genres étudiés, l'évolution du tapis, nous y avons reconnu l'existence de trois phases bien tranchées.

**1. Le tapis se différencie et se spécialise.** — Cette première phase se termine sensiblement lorsque les tétrades se forment dans la cellule mère pollinique définitive. Ses cellules présentent alors un certain nombre de caractères spéciaux : noyaux multiples, fusionnés ou non, protoplasme abondant, souvent vacuolaire ; chondriome constitué par des granulations et de courts bâtonnets mitochondriaux.

**2. Le tapis élabore et sécrète.** — Le chondriome se transforme : il est constitué par des chondriocentes et des plastides nés de ceux-ci. De l'amidon, des matières grasses apparaissent dans la cellule. Les modifications nucléaires sont peu importantes : les fusions s'achèvent, on observe encore des cinèses hyperchromatiques.

**3. Le tapis dégénère.** — La dégénérescence apparaît plus ou moins tôt, lorsque les grains de pollen commencent d'épaissir leur membrane.

Nous allons considérer successivement chacune de ces trois périodes.

Remarquons dès maintenant qu'elles ne correspondent pas à celles que BONNET<sup>(\*)</sup> distingue au cours de l'évolution du tapis. Il y distingue :

1. *Loc. cit.*

1. **La phase de différenciation.** — L'assise nourricière est constituée : d'une part de cellules d'origine corticale, d'autre part de cellules provenant des « tissus méristématiques »<sup>(1)</sup> de l'anthère. « Nous dirons que l'assise nourricière est définitivement constituée lorsqu'il ne s'y produit plus de cloisonnements radiaux. »

2. **L'état adulte.** — Les cellules nourricières possèdent alors un protoplasme très granuleux et qui retient déjà fortement les colorants basiques. Le noyau renferme une grande quantité de chromatine. Les cellules nourricières « ne conservent que très peu de temps l'état ci-dessus décrit ». Les cellules mères du pollen sont à ce moment « soit à des stades présynaptiques, soit à des stades post-synaptiques ».

3. **La période de sénilité,** caractérisé par « l'apparition de modifications remarquables ». Celles-ci « sont de deux sortes ; les unes ont « trait aux noyaux, les autres au plasma et à la membrane ». Parmi ces modifications, BONNET comprend : pour les noyaux, leur multiplication, les fusions qui lui succèdent et les cinèses hyperchromatiques ; pour le plasma : la vacuolisation et l'apparition de « formations chromidiales ».

La différence entre nos deux conceptions est donc considérable. Les deux premières phases que distingue BONNET, une partie même de la troisième (divisions et fusions nucléaires) appartiennent selon nous à la période d'organisation du tapis. C'est seulement après l'achèvement de ces phénomènes que la cellule nourricière est adulte. Nous distinguons une deuxième phase, d'activité élaboratrice ou sécrétoire caractérisée par l'existence d'un chondriome abondant et l'apparition de substances élaborées : amidon et graisses. La sénilité ne débute que plus tard et son premier signe consiste dans la dégénérescence du chondriome.

L'exposé qui va suivre légitimera, pensons-nous, notre manière de voir. Disons pourtant dès maintenant que notre désaccord avec BONNET s'explique par le fait que celui-ci n'a pas vu la phase mitochondriale, ou l'a méconnue ; les inclusions qu'il décrit dans son étude des « formations chromidiales » doivent être rapportées au chondriome mal fixé. Nous reconnaissons d'ailleurs, très volontiers, que, lorsque BONNET publiait son travail, en 1912, on était beaucoup moins instruit que maintenant sur les techniques de fixation du chondriome, sur son aspect, sur son rôle. Les premières publications de GUILLIERMOND<sup>(2)</sup>,

1. Cette expression nous paraît assez peu convenable. Il faut entendre par là les cellules végétatives du connectif placées au contact du massif sporogène.

2. GUILLIERMOND : *Loc. cit.*, 1912.

entre autres, sur le chondriome de la cellule végétale et sur l'origine des plastes sont précisément de 1912.

Si, pour cette raison, BONNET a donné, de la cellule nourricière et de son évolution, une idée qui nous paraît devoir être complètement révisée, on verra du moins que nous sommes parfaitement d'accord avec lui en ce qui concerne les phénomènes nucléaires, qu'il a tout particulièrement étudiés.

### *Origine et différenciation de l'assise nourricière.*

Dans tous les genres que nous avons étudiés, l'origine du tapis est identique. Le tapis externe provient du deuxième cloisonnement de l'assise sous-épidermique primitive; le tapis interne provient de la transformation de cellules végétatives appartenant au placentode et contiguës au massif pollinique.

Aux quatre angles du mamelon staminal, encore homogène, un certain nombre de cellules sous-épidermiques sont remarquables par leur protoplasme, plus abondant que celui des cellules voisines. Ce sont les cellules privilégiées. Elles forment ensemble, à chacun des angles, un arc de huit à douze éléments. Par un premier cloisonnement, parallèle à la surface de l'étamine, il se forme deux assises de cellules. Ce sont : vers l'intérieur, *les cellules mères polliniques primordiales* constituant ensemble l'arc ou le tissu sporogène; vers l'extérieur, ce que nous appellerons, avec COULTER et CHAMBERLAIN<sup>(1)</sup>, *l'assise pariétale primordiale*.

Cette dernière se segmente à son tour tangentiellement; les cellules internes nées de cette division formeront l'assise nourricière externe. Celle-ci est ainsi formée, dans tous les exemples que nous avons étudiés, par le premier cloisonnement de l'assise pariétale primordiale, c'est-à-dire par le second cloisonnement de l'assise sous-épidermique privilégiée.

Les divisions précédentes se sont donc succédé en direction centrifuge, conformément au schéma de WARMING.

L'assise pariétale primordiale, en même temps qu'à l'assise nourricière, a donné naissance à une assise, située extérieurement à celle-ci, et dont la segmentation donnera les parois de l'anthère (fig. 100). Nous pouvons lui donner, pour exposer plus commodément les faits, le nom d'assise pariétale secondaire. L'ordre de ses cloisonnements nous a toujours paru être le suivant. Elle donne deux cellules superposées 1 et 2 susceptibles de se diviser à leur tour. La cellule 1 nous a

1. COULTER ET CHAMBERLAIN : *Loc. cit.*, p. 33.

paru toujours se diviser la première, la cellule 2 se divisant plus tard et non constamment. Cela amènerait à considérer les cloisonnements pariétaux secondaires comme se succédant en direction centripète. Or, on considère en général que les cloisonnements de l'assise sous-épidermique initiale se font jusqu'au bout en direction centrifuge. Il ne serait pas sans intérêt d'étudier ce point avec attention dans un grand nombre de genres. Dans le cas précédent, nous aboutissons à une paroi comportant trois assises de cellules, du moins au sommet du mamelon staminal : c'est le cas général ; mais de nouvelles bipartitions peuvent donner une paroi formée de quatre assises et plus (*Datura arborea*, *Nicandra physaloides*).

Quoi qu'il en soit, dans la file de cellules, plus ou moins nombreuses,

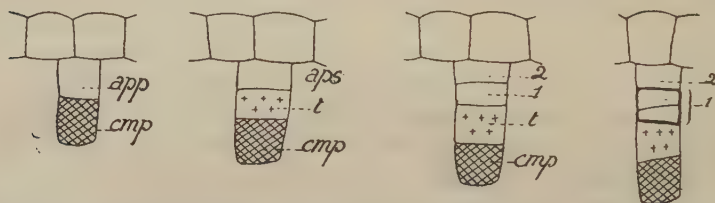


FIG. 100. — Représentation schématique des premiers cloisonnements de l'anthere : *cmp*, cellules mères polliniques primordiales ; *app*, assise pariétale primordiale ; *t*, tapis ; *aps*, assise pariétale secondaire.

ainsi constituée, les éléments situés immédiatement au-dessus de l'assise nourricière disparaîtront de bonne heure par écrasement ; ils forment l'assise transitoire que l'on considère parfois comme constituant, avec l'assise nourricière proprement dite, le tapis staminal. L'évolution des cellules transitoires et celle des cellules nourricières étant très différentes et l'assise transitoire manquant au contact de l'assise nourricière interne, c'est à l'assise nourricière seule que nous appliquons le nom de tapis.

Les cellules du tapis interne se multiplient par des cloisonnements radiaux. Pourtant, des cloisonnements tangentiels s'y rencontrent. En général, ils ne se produisent que dans quelques cellules et l'assise nourricière est alors, en quelques points, formée de deux éléments superposés, évoluant parallèlement. C'est surtout au centre de l'arc dessiné par le tissu nourricier que se rencontrent ces cloisonnements et le tapis dessine alors un léger saillant. Cela est à rapprocher des apophyses signalées occasionnellement par quelques auteurs.

Chez *Nicandra physaloides*, nous avons rencontré fréquemment un cloisonnement tangentiel général précoce du tapis externe ; ici, les cellules externes nées de ce cloisonnement, plus étroites que les cellules internes, seront écrasées, et feront partie de l'assise transi-

toire. On rencontre parfois le même phénomène dans d'autres genres, mais portant alors sur quelques cellules seulement et ne présentant plus le même intérêt.

Pendant que s'effectuent ces phénomènes, les cellules mères polliniques primordiales ont donné naissance, par une série de divisions tangentielles et radiales, aux cellules mères définitives. Celles-ci forment, chez les Solanées, un arc plus ou moins incurvé, dont la concavité est occupée par une proéminence des tissus végétatifs à laquelle CHATIN a donné le nom de *placentoïde*. Le nombre des cellules mères polliniques définitives est assez variable. On en observe deux rangées dans la plupart des genres; il y en a quatre chez *Solanum Dulcamara*, une seule chez *Salpiglossis sinuata*.

Voyons maintenant quelle est l'origine du tapis interne. Il provient simplement de la transformation des cellules du placentoïde contiguës au massif pollinique. Plus ou moins tôt, elles prennent les caractères particuliers aux cellules nourricières et sur lesquels nous insisterons plus loin. Nous avons été particulièrement frappés de l'apparition extrêmement précoce de ces caractères chez les cellules nourricières internes du *Solanum Dulcamara*; on les y reconnaît avant même que les cloisonnements pariétaux soient achevés (fig. 75). Parfois même, avant que les cellules sous-épidermiques privilégiées aient toutes subi leur premier cloisonnement, les éléments végétatifs sous-jacents — qui deviendront les cellules nourricières internes — sont déjà remarquables par leur richesse en protoplasme (fig. 74). Nous avons retrouvé cette différenciation extrêmement précoce chez *Solanum tuberosum*, *S. nigrum*, *Capsicum annuum*. Chez les autres genres, la différenciation du tapis interne précède toujours celle du tapis externe, mais à un moindre degré.

Ces observations — dont nous n'avons trouvé nulle part l'analogue — nous paraissent d'un réel intérêt, comme nous le verrons tout à l'heure, pour établir les raisons de la structure particulière aux cellules nourricières adultes.

CHATIN<sup>(1)</sup>, qui établit définitivement l'existence générale de l'assise nourricière, n'étudie pas son origine. Les premiers travaux consacrés à l'origine des divers tissus staminaux sont ceux de WARMING<sup>(2)</sup>. La description que nous avons donnée des premiers cloisonnements de l'assise sous-épidermique est conforme au schéma de WARMING; d'après celui-ci, c'est par une série de cloisonnements centrifuges que l'assise sous-épidermique privilégiée donne une série de cellules superposées (trois au moins), dont la plus profonde est l'assise des cellules mères polliniques primordiales; des cellules superposées à cette assise, celles

1. *Loc. cit.*

2. *Loc. cit.*

qui sont à son contact, deviennent les cellules du tapis ; les autres constituent la paroi de l'étamine. Nous avons dit plus haut que, peut-être, il y a lieu d'admettre, pour les cloisonnements pariétaux proprement dits, une direction centripète.

Les faits exposés par WARMING sont confirmés par ENGLER <sup>(1)</sup>, par STRASBURGER <sup>(2)</sup>, par GUIGNARD <sup>(3)</sup>. Voici comment ce dernier décrit les premiers cloisonnements de l'anthere chez les Orchidées. Chez l'*Orchis mascula*, « peu de temps avant les premières segmentations des cellules mères, il apparaît, dans chacun des éléments de l'assise sous-épidermique, une cloison tangentielle, d'où résultent deux nouvelles assises de cellules aplaties dans lesquelles se produisent ensuite des divisions radiales au fur et à mesure que l'anthere grossit... Pendant ce temps (multiplication des cellules mères polliniques primordiales), la deuxième assise cellulaire, située immédiatement au contact des massules, divise tangentiellement ses cellules pour donner du côté interne l'assise particulière (endothèque) qui, dans la plupart des cas, revêt des caractères bien tranchés et bien différents des autres couches de la paroi de l'anthere ». Dans l'anthere du *Lilium*, GUIGNARD reconnaît au tapis une origine semblable.

Les auteurs suivants reconnaissent aussi au tapis une origine pariétale : COKER <sup>(4)</sup> chez le *Taxodium*, FRYE <sup>(5)</sup> chez les *Asclépiadacées*, BURLINGAME <sup>(6)</sup> chez l'*Ophioglosse*, F. MAY LION <sup>(7)</sup> chez *Euphorbia corollata*, WIEGAND <sup>(8)</sup> chez *Convallaria maialis*. L'ordre des cloisonnements décrit par GUÉRIN <sup>(9)</sup> chez l'étamine des Labiées, est identique à celui que nous avons observé chez les Solanées. Après que le dédoublement de l'assise sous-épidermique primitive a donné les cellules mères polliniques, « les nouvelles cellules sous-épidermiques se cloi-

1. ENGLER : Beiträge zur Kenntnis der Antherenbildung der Metaspermen. *Jahrb. Wiss. Bot.*, 10, 1876, p. 275.

2. STRASBURGER : Zellbildung und Zelltheilung, Iena, 1880.

3. GUIGNARD : Recherches sur le développement de l'anthere et du pollen des Orchidées. *Ann. Sc. natur. (Bot.)*, 6<sup>e</sup> s., 14, 1882.

GUIGNARD : Nouvelles études sur la fécondation. *Ann. Sc. natur. (Bot.)*, 7<sup>e</sup> s., 14, 1891.

4. COKER : On the gametophytes and Embryo of *Taxodium*. *Bot. Gaz.*, 36, 1903.

5. FRYE : Development of the pollen in some *Asclepiadaceae*. *Bot. Gaz.*, 32, 1901, p. 324.

6. BURLINGAME : The sporangium of the *Ophioglossales*. *Bot. Gaz.*, 44, 1907, p. 34.

7. FLORENCE MAY LION : A contribution to the life history of *Euphorbia corollata*. *Bot. Gaz.*, 25, 1898, p. 418.

8. WIEGAND : The development of microsporangia and microspores in *Convallaria* and *Potamogeton*. *Bot. Gaz.*, 28, 1899, p. 328.

9. GUÉRIN (P.) : Développement de l'anthere et du pollen des Labiées. *C. R.*, 168, 1919, p. 182.

« sonnent de nouveau parallèlement à l'épiderme ; des deux assises « ainsi formées, l'interne donnera l'assise nourricière et l'externe se « dédoublera pour former l'assise transitoire et l'assise mécanique ».

On a parfois admis, au contraire, que le tapis dérivait, au moins partiellement, du tissu sporogène. Pour COULTER <sup>(1)</sup>, l'assise nourricière du *Ranunculus* a une double origine : sporogène et pariétale. Le tapis des Graminées, d'après GOLINSKI <sup>(2)</sup>, provient de l'assise sporogène ; la première segmentation sous-épidermique donne l'assise pariétale primordiale et l'assise sporogène ; celle-ci se dédouble à son tour en donnant : le tapis vers l'extérieur, le massif sporogène vers l'intérieur. Pour WEBB <sup>(3)</sup>, les cellules du tapis des *Spiræa* montrent clairement, par leur forme et par leur association intime avec les cellules polliniques, que toutes deux ont la même origine ; seul, le hasard de leur position empêcherait les premières de devenir cellules polliniques. SHATTUCK <sup>(4)</sup> considère, chez *Ulmus americana*, que le tapis dérive de la masse sporogène primitive. Remarques de même ordre de WYLIE <sup>(5)</sup> pour *Elodea*, de SHREVE <sup>(6)</sup> pour *Sarracenia purpurea*. LAND <sup>(7)</sup>, en raison des difficultés que l'on trouve chez *Ephedra trifurca* à distinguer nettement les cellules du tapis des cellules sporogènes, les considère comme potentiellement sporogènes et stériles en raison de leur position. ROSENBERG <sup>(8)</sup> montre, chez *Zostera marina*, que les archesporées, très allongées et très étroites, donnent naissance, à leurs extrémités, à de petites cellules très courtes, qui sont les cellules du tapis.

Peut-être ne serait-il pas inutile d'examiner à nouveau les exemples cités. C'est ce que nous avons fait pour quelques Graminées (*Zea Mays*, *Avena sativa*, *Secale cereale*) où, contrairement aux descriptions de GOLINSKI <sup>(2)</sup>, les cellules du tapis proviennent, conformément à notre schéma, de la première segmentation de l'assise pariétale primordiale.

1. COULTER : Contribution to the life-history of *Ranunculus*. *Bot. Gaz.*, **25**, 1898, p. 73.

2. GOLINSKI : Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Androcœums und des Gynaceums der Gräser. *Bot. Centralbl.*, **55**, 1913, p. 1, 65, 129.

3. WEBB : Morphologic. study of the flower and embryo of *Spiræa*. *Bot. Gaz.*, **33**, 1902, p. 151.

4. SHATTUCK : Morphology of *Ulmus americana*. *Bot. Gaz.*, **40**, 1905, p. 209.

5. WYLIE : The morphology of *Elodea canadensis*. *Bot. Gaz.*, **37**, 1904, p. 1.

6. SHREVE : Développement et anatomie de *Sarracenia purpurea*. *Bot. Gaz.*, **42**, 1906, p. 107.

7. LAND : Spermatogenesis and oogenesis in *Ephedra trifurca*. *Bot. Gaz.*, **33**, 1904, p. 1.

8. ROSENBERG : Über die Pollenbildung von *Zostera*. *Meddel. Stockholms Högsk. Bot. Inst.*, 1901.

9. GOLINSKI : *Loc. cit.*

Les diverses observations d'après lesquelles le tapis est d'origine sporogène ont eu pour conséquence de faire admettre ou supposer, par leurs auteurs, que le tapis est *potentiellement* sporogène, ses cellules ne différant des éléments sporogènes que par leur position. En dehors de cette communauté d'origine, on s'est basé parfois [ROSENBERG (<sup>1</sup>), BONNET (<sup>2</sup>)], pour appuyer cette opinion, sur certains phénomènes observés au cours de l'évolution du tapis, en particulier sur les phénomènes nucléaires, que nous discuterons plus loin. Pourtant l'opinion générale, celle de COULTER et CHAMBERLAIN (<sup>3</sup>) entre autres, est que la cause de l'évolution particulière aux éléments du tapis réside dans leur fonction, déterminée elle-même par leur position.

Il nous semble que nos observations sur la différenciation précoce du tapis interne apportent, en faveur de l'hypothèse précédente, un

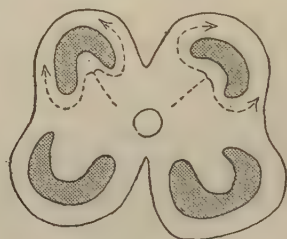


FIG. 401. — Les flèches indiquent l'ordre d'apparition de l'amidon.

argument décisif. Aucun des travaux que nous avons consultés ne comporte d'observation analogue et l'origine du tapis interne n'a pas spécialement attiré l'attention. On se borne à dire que le tapis externe se complète, vers l'intérieur, par différenciation des cellules végétatives contiguës au massif pollinique, ce qui semble bien indiquer que cette formation est relativement tardive. On ne saurait déjà nier que cette différenciation particulière résulte ici, non d'une communauté d'origine avec les éléments sporogènes, mais bien de conditions physiologiques spéciales. Cela est encore plus vrai dans les cas de différenciation précoce du tapis interne où celui-ci est nettement caractérisé, alors que l'achèvement même du tapis externe n'est pas complet.

Que l'apparition des caractères propres aux cellules du tapis soit conditionnée par leur nutrition, nous en trouvons d'ailleurs la preuve dans ce qui suit. Au cours du développement staminal, l'amidon

1. ROSENBERG : Physiologische cytologische Untersuchungen über *Drosera rotundifolia*. Inaug. Dissert., Uppsala, 1899.

2. Loc. cit.

3. Loc. cit.

apparaît d'abord autour du faisceau, encore à peine esquissé, puis dans le placentode, puis aux extrémités de l'arc sporogène, en dernier lieu seulement dans les assises pariétales. Or, les caractères spéciaux au tapis apparaissent dans le même ordre (fig. 101) et suivent l'apparition de l'amidon dans les cellules végétatives voisines. Le tissu nourricier se trouve : d'une part, au contact du massif pollinique qui, au cours de sa multiplication, paraît consommer peu ou pas aux dépens des cellules qui l'entourent, d'autre part, au contact de cellules qui s'enrichissent en amidon. Tout se passe comme si les matériaux nutritifs de ces cellules, se dirigeant vers le massif pollinique et n'y pouvant pénétrer à ce moment, s'accumulaient dans les cellules nourricières, la différenciation de celles-ci étant alors déterminée par l'accumulation provisoire des substances nutritives.

Les caractères particuliers à la cellule nourricière adulte consistent dans :

- 1° La pluralité des noyaux ;
- 2° La vacuolisation du plasma ;
- 3° La présence de granulations et de bâtonnets mitochondriaux.

L'existence de plusieurs noyaux dans les cellules du tapis est connue depuis longtemps. Il semble que la première remarque en ait été faite par WIMMEL <sup>(1)</sup>. Chez les Orchidées, GUIGNARD <sup>(2)</sup> remarque seulement que chez *Neottia ovata* les cellules du tapis « se remplissent d'un protoplasme très riche et possèdent un plus gros noyau » ; mais il représente deux noyaux dans les cellules nourricières du *Lilium Martagon* et du *Magnolia* ; dans ce dernier genre, ces deux noyaux peuvent eux-mêmes se diviser. STRASBURGER <sup>(3)</sup> signale deux noyaux dans le tapis staminal chez *Malva*, chez *Wickstroemia indica*. Parmi les très nombreuses observations de cet ordre, nous citerons les suivantes, d'après lesquelles le tapis est plurinucléé dans le microsporangé ou l'anthère chez :

*Hepatica acutiloba* [6 à 13 noyaux] <sup>(4)</sup> ; *Salvinia natans* [KUNDT] <sup>(5)</sup> ; *Taxodium* [COKER] <sup>(6)</sup> ; *Cycadées* [FRANCES G. SMITH] <sup>(7)</sup> ; *Graminées*

1. Cité par GOLINSKI :

2. *Loc. cit.*, 1882.

3. STRASBURGER : Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältniss der Kerntheilung zur Zelltheilung. *Archiv f. mikr. Anat.*, 21, 1882.

4. Cité par COULTER (*loc. cit.*).

5. KUNDT : Die Entwicklung der Micro und Macrosporangien von *Salvinia natans*. *Beih. botan. Centralbl.*, 28, 1911.

6. *Loc. cit.*, 1903.

7. FRANCES GRACE SMITH : Morphology of the trunk and development of the microsporangium of Cycads. *Bot. Gaz.*, 43, 1907, p. 187.

[GOLINSKI, MOTTIER <sup>1</sup>; *Typha latifolia* SCHAFFNER <sup>2</sup>; *Convallaria* [WIEGAND] <sup>3</sup>; *Hemerocallis*, *Yucca* [BONNET] <sup>4</sup>; *Ulmus* SHATTUCK] <sup>5</sup>; *Salix* CHAMBERLAIN <sup>6</sup>; *Eleagnus* [SERVETTAZ] <sup>7</sup>; jusqu'à 10 noyaux chez *Mirabilis Jalapa*  $\times$  *M. multiflora* d'après TISCHLER <sup>8</sup>; *Ranunculus* [COULTER] <sup>9</sup>; *Podophyllum* [COULTER] <sup>10</sup>; *Drosera* [ROSENBERG] <sup>11</sup>; *Sarracenia purpurea* FORREST SUREVE <sup>12</sup>; *Ribes* TISCHLER] <sup>13</sup>; *Hamamelis virginica* [SHOEMAKER] <sup>14</sup>; *Fuchsia* [BONNET] <sup>15</sup>; *Oenothera* [GATES, GEERTS, BEER] <sup>16</sup>; *Asclépiadacées* [FRYE] <sup>17</sup>; *Cobæa splendens* [BONNET] <sup>18</sup>; *Atropa Belladonna*, *Hyoscyamus niger* [BONNET] <sup>19</sup>; *Labiées* [GUÉRIN] <sup>20</sup>; *Silphium* [MERRELL] <sup>21</sup>).

La pluralité des noyaux dans les cellules du tapis est donc un fait très général et bien établi.

Avant toute division, le noyau de la cellule nourricière est remarquable par son volume, très nettement supérieur à celui des cellules végétatives. Il est aussi très riche en chromatine. Le nucléole est toujours assez volumineux chez tous les exemples que nous avons étudiés, en particulier chez *Salpiglossis*; il est presque toujours unique. On a parfois signalé l'existence de plusieurs nucléoles [BONNET chez *Yucca*, *Hemerocallis*]; il est énorme chez *Fuchsia* [BONNET]. Nous

1. Loc. cit.
2. SCHAFFNER : The development of the stamens and carpels of *Typha latifolia*. Bot. Gaz., 24, 1897, p. 92.
3. Loc. cit.
4. Loc. cit.
5. Loc. cit.
6. CHAMBERLAIN : Contribution to the life history of *Salix*. Bot. Gaz., 32, 1897, p. 150.
7. SERVETTAZ : Monographie des Eléagnacées. Beih. z. Bot. Centralbl., 25, 1909.
8. TISCHLER : Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. Archiv für Zellforschung, 1, 1908, p. 33.
9. Loc. cit.
10. Loc. cit.
11. Loc. cit.
12. Loc. cit.
13. TISCHLER : Ueber die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei *Ribes*-Hybriden. Jahrb. für wissensch. Bot., 42, 1905-1906, p. 545.
14. SHOEMAKER : On the development of *Hamamelis virginiana*. Bot. Gaz., 39, 1905, p. 248.
15. GATES : Pollen development in hybrids of *Oenothera lutea*  $\times$  *O. Lamarckiana* and its relation to mutation. Bot. Gaz., 43, 1907, p. 81.
16. GEERTS : Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarckiana*. Recueil des travaux botaniques néerlandais, 5, 1909.
17. BEER : On the development of the pollen grain and anther of some Onagraceae. Beih. z. Bot. Centralbl., 19, 1905, p. 286.
18. Loc. cit.
19. Loc. cit.
20. MERRELL : A contribution to the life history of *Silphium*. Bot. Gaz., 92, 1900, p. 99.

avons lu avec étonnement que, selon COKER (<sup>1</sup>), il n'y a pas de nucléoles dans les noyaux du tapis chez *Taxodium*. Là chromatine, abondante, est répartie sous forme de grains réguliers le long du filament nucléaire, facile à déceler. Cette augmentation du volume et de la chromatine nucléaire a toujours été reconnue dans les cellules nourricières; GUIGNARD (<sup>2</sup>), entre autres, la signale chez *Orchis mascula* et *Neottia ovata* dont les cellules nourricières demeurent uninucléées.

On a prétendu autrefois que la division du noyau primitif, dans les cellules qui nous occupent, s'effectuait par amitose (ROSENBERG (<sup>3</sup>), par exemple, pour certains des noyaux chez le *Drosera*). On a maintenant complètement renoncé à cette opinion; on a reconnu que les formes en biscuit ou en haltère, invoquées comme des aspects d'amitose, correspondaient en réalité à des phénomènes de fusion entre les noyaux; ces aspects sont dus parfois aussi à la déformation du noyau par compression. Il y a donc division mitotique et celle-ci nous a toujours paru absolument normale. Les fibres du fuseau convergent peu.

Il est un point particulier qui doit être discuté ici. BONNET remarque la présence, dans le cytoplasme, de « corps noirs », se colorant par l'hématoxyline au fer et ne réduisant pas l'acide osmique. Il n'observa pas au cours de la division nucléaire, la répartition élective de ces « corps noirs » au niveau des champs polaires, comme l'avait décrit LAWSON (<sup>4</sup>) dans les cellules mères polliniques de *Cobæa*. Celui-ci les considérait comme des globules huileux; BONNET, parce qu'il n'a pas constaté de réduction de l'acide osmique par ces corpuscules, nie leur nature huileuse et « pense qu'il faut y voir des nucléoles extranucléaires » (<sup>5</sup>). Nous avons retrouvé fréquemment des granulations qui nous paraissent identiques aux précédentes, se colorent par l'hématoxyline et réduisent légèrement, parfois, l'acide osmique. Nous ne pensons pas qu'elles méritent grand intérêt; le protoplasme à ce moment est toujours fortement granuleux et les formations précédentes ne nous paraissent pas autre chose que des granulations, des microsomes, un peu plus volumineux que les autres.

Très généralement, la division du noyau n'est pas suivie de segmentation cellulaire; il ne se forme pas de cloison. On a cherché à expliquer cette absence de la cloison de diverses façons, sans qu'aucune des explications données ait d'autre valeur que celle d'une simple hypothèse. Nous ne nous y attarderons pas. D'ailleurs

1. *Loc. cit.*

2. *Loc. cit.*, 1882.

3. *Loc. cit.*, 1889.

4. LAWSON : Some observations on the development of the karyokinetic spindle in the pollen mother-cells of *Cobæa scandens*. *Proceed. of the California Acad. of Sc.*, 3, 1898.

5. *Loc. cit.* p. 631 et 632.

l'absence de cloison n'est pas absolue; nous avons reconnu souvent sa formation dans quelques éléments du tapis, qui, sur ces points, est alors formé de deux cellules superposées évoluant parallèlement; nous n'avons jamais observé aucune différence entre les cellules qui se cloisonnent et les cellules voisines. Cette segmentation n'est jamais générale. Nous avons vu que chez *Nicandra*, où les cellules du tapis externe se divisent à peu près toutes par une cloison tangentielle, les éléments externes, nés de ce processus, évoluent comme cellules transitoires. On a donné quelques exemples de tissus nourriciers formés de plusieurs couches de cellules : BINFORD <sup>(1)</sup> chez *Lygodium*, COKER <sup>(2)</sup> chez le *Taxodium* et les Cupressinées.

Les deux noyaux formés précédemment peuvent se diviser à leur tour et la cellule devient tétranucléée; lorsque l'élément primitif s'est cloisonné, on a deux cellules binucléées superposées. Cette division des deux noyaux est toujours simultanée et les deux cinèses atteignent en même temps la même phase. L'orientation des deux mitoses est variable et les deux images peuvent se confondre, donnant alors des images multipolaires complexes. GUIGNARD <sup>(3)</sup> a signalé le fait chez *Magnolia*; nous y reviendrons tout à l'heure; des remarques analogues ont été faites ultérieurement et nous en avons nous-même trouvé quelques exemples.

Nous n'avons jamais rencontré de cellules possédant plus de quatre noyaux. D'ailleurs, les cellules pourvues de quatre noyaux *libres* sont très peu nombreuses; on a surtout la preuve de leur réalité par les exemples de mitoses conjuguées ou par de très nombreuses images de fusion ne pouvant s'expliquer que par l'existence préalable de quatre noyaux (fig. 4, f). Il semble donc que, lorsque la cellule possède quatre noyaux, ceux-ci tendent à se fusionner au plus tôt. En tout cas la formation de quatre noyaux est loin d'être constante et beaucoup de cellules demeurent binucléées.

Dans tous les cas que nous venons d'exposer, nous avons affaire à des noyaux <sup>(4)</sup>, possédant le nombre normal de chromosomes, ne différant des noyaux végétatifs que par leur volume et leur richesse en chromatine. Nous allons maintenant envisager l'existence de noyaux bivalents ou polyvalents ou mieux polydiploïdes (ou synkaryons), nés de la fusion des précédents.

1. BINFORD : Sporangium of *Lygodium*. *Bot. Gaz.*, **44**, 1907, p. 214.

2. *Loc. cit.*

3. GUIGNARD : Les centres cinétiques chez les végétaux. *Ann. sc. natur. (Bot.)*, 8<sup>e</sup> s., **6**, 1898, p. 177.

4. Désignés parfois sous l'épithète de noyaux « univalents ». Nous avons dit (p. 14) comment cette expression peut prêter à confusion en suggérant l'idée de noyaux à nombre réduit de chromosomes.

L'existence de fusions entre les noyaux des cellules nourricières a été indiquée par divers auteurs. Elle a été surtout bien établie par les études de BONNET dont les descriptions et les images sont très démonstratives. Nous regrettons que l'auteur ait employé, pour désigner ces phénomènes, le mot de caryogamie ; le mot gamie, en effet, tend à créer un rapprochement injustifié avec les phénomènes de fusion nucléaire *sexuelle*, auxquels il nous paraît préférable de réserver cette désignation.

C'est en raison des différences considérables observées dans la taille des noyaux, et de l'existence de formes en biscuit, en haltère, de formes bourgeonnantes, que l'attention des auteurs a été attirée sur ce point. La plupart considéraient que, placés dans des conditions de nutrition particulièrement favorables, les noyaux du tapis s'accroissent jusqu'à atteindre un développement parfois considérable. Plus ou moins tôt, au cours de cet accroissement, ils se divisent « directement » et les aspects observés correspondent à des figures d'amitose. Pourtant GOLINSKI <sup>(1)</sup> rapporte ces apparences à des phénomènes de fusion ; STRASBURGER <sup>(2)</sup> admet aussi leur existence ; quelques auteurs partagent parfois cette opinion. BONNET <sup>(3)</sup> établit solidement leur réalité en se fondant sur le fait qu'ils expliquent très bien les différences d'aspect et de volume des noyaux nourriciers et sur l'existence des cinèses « hyperchromatiques » correspondant aux noyaux polyvalents.

Nous avons décrit, dans la première partie de ce travail, de nombreux phénomènes analogues ; on se reportera en particulier aux descriptions de la *Belladone* et du *Datura arborea*. Dans tous les genres, nous avons d'ailleurs retrouvé les mêmes faits. Nous avons représenté pour la *Belladone* les différents cas qui peuvent se présenter (fig. 4). La cellule (a) possède deux noyaux qui se fusionnent ; la cellule (b) en possède quatre qui s'unissent deux à deux ; en (d) deux noyaux bivalents se fusionnent à leur tour. La cellule (f) enfin est pourvue de quatre noyaux dont la fusion totale se réalise en une seule étape.

Les noyaux destinés à se fusionner se rapprochent et leurs faces opposées sont planes. La chromatine s'y trouve, comme à l'ordinaire, disposée en grains réguliers ; ceux-ci sont parfois nettement plus abondants vers la face de contact. Pourtant, nous n'avons pu observer une polarité des noyaux aussi accusée que celle que décrit BONNET ; il est vrai que celui-ci représente surtout ces structures hautement polarisées chez le *Yucca*, particulièrement caractéristique à cet égard, alors que chez les autres végétaux étudiés par lui, — comme chez ceux que nous avons examinés, — « la polarité des noyaux sur le point de

1. *Loc. cit.*

2. *Loc. cit.*, 1882.

3. *Loc. cit.*

se fusionner est moins accentuée ». Lorsque le contact est assuré entre les deux noyaux, la membrane nucléaire disparaît au point de contact et les deux noyaux accolés présentent l'aspect d'un biscuit ou d'une haltère. L'existence de l'étranglement médian devait évidemment, à première vue, faire songer à une division directe. Le contour se régularise ensuite ; le noyau, un moment elliptique, prend un contour arrondi. On observe très bien, dans la figure 29, les sillons correspondant aux surfaces d'accolement, sillons s'effaçant ou s'accroissant lorsqu'on fait varier la mise au point. On remarquera aussi l'existence de trois étranglements superposés dans les noyaux polydiploïdes formés de l'union directe de quatre noyaux normaux (fig. 4, f.).

Ce que l'on observe aussi parfaitement, — et cela témoigne jusqu'à un certain point de la polarité des éléments, — c'est l'accumulation des grains de chromatine dans une région correspondant au plan de contact ; cette localisation persiste un certain temps ; puis les grains chromatiques se répartissent plus régulièrement dans le noyau définitif. Les nucléoles eux-mêmes se fusionnent, comme le montre la figure 4 qui se rapporte à la Belladone. Cette fusion des nucléoles n'a pas été signalée jusqu'ici, à notre connaissance. Elle témoigne que la fusion des noyaux préexistants est absolument complète. Pourtant, cette fusion nucléolaire n'est pas constante et l'on trouve fréquemment des synkarions possédant plusieurs nucléoles.

Les noyaux polyvalents possèdent une structure normale. Ils peuvent à leur tour se diviser et les cinèses qui leur correspondent sont *hyperchromatiques*. On en trouve un certain nombre dans nos descriptions (fig. 5, 31). Elles sont facilement reconnaissables au volume des plaques nucléaires à la métaphase ou à l'anaphase. En comparant, par exemple, les mitoses normales de la Belladone aux mitoses hyperchromatiques de la même plante, nous trouverons, pour les premières, un diamètre de 6 à 7  $\mu$  ; pour les secondes un diamètre de 10 à 13  $\mu$  ; celui-ci varie d'ailleurs suivant qu'il s'agit de noyaux bivalents ou tétravalents. On trouverait des différences de même ordre chez le *Datura* ou les autres espèces étudiées. BONNET donne des chiffres comparables pour le *Yucca*. Quant au nombre de chromosomes, il nous a été absolument impossible de l'établir pour aucune de ces cinèses, si volumineuses qu'une même figure se retrouve dans deux, parfois trois coupes successives.

Il faut ici se mettre en garde contre la cause d'erreur suivante. Lorsque deux noyaux univalents entrent en même temps en division, les deux plaques nucléaires voisines peuvent se juxtaposer assez intimement pour simuler une cinèse hyperchromatique vraie. GUIGNARD (1)

1. *Loc. cit.*, 1898.

décrit d'intéressantes images de ce type dans l'assise nourricière du *Magnolia*. Si l'on observe une cinèse semblable à celle de la figure 34-35 de son mémoire, on peut être tenté de la considérer comme correspondant à un noyau polyvalent. Or, en examinant la série des figures (29 à 35) on voit très bien comment un tel aspect peut résulter simplement du contact de deux cinèses parallèles. BONNET dessine des images différentes (fig. 67) où, deux cinèses étant superposées, la plaque supérieure de l'une et la plaque inférieure de l'autre se pénètrent. C'est, nous semble-t-il, à des mitoses conjuguées qu'il convient de rapporter tous les aspects de fuseaux multipolaires observés dans les cellules nourricières. C'est d'ailleurs le cas pour ceux que représentent les figures 29 à 35 du mémoire précédent de GUIGNARD (*Magnolia*).

Nous avons nous-même rencontré, d'ailleurs assez rarement, des aspects correspondant aux deux types précédents. Une question se pose ici : comment se fera la reconstruction des noyaux ? Dans la figure 3, *d* de notre travail, se reconstruira-t-il deux noyaux à  $2n$  chromosomes, ou 4 noyaux à  $n$  chromosomes ? Dans la figure 67 de BONNET, se reconstruira-t-il un noyau médian à  $2n$  chromosomes, deux noyaux extrêmes à  $n$  chromosomes ?

En raison de ce que nous venons de dire, y a-t-il donc lieu de douter de l'existence de cinèses hyperchromatiques vraies ? Non. Certaines images correspondant à des coupes bien orientées, et que l'on trouve entières dans une même préparation, correspondent bien à telles cinèses. En admettant que ces figures soient dues à une pénétration parfaite de deux noyaux en mitose — ce qui est assez difficilement admissible —, nous trouvons une preuve, cette fois inattaquable, dans les noyaux polyvalents aux débuts de la segmentation des chromosomes. Dans des noyaux volumineux tels que celui de la figure 31, les chromosomes sont nettement distincts ; il n'est pas douteux que l'on ait là une prophase typique démontrant cette fois définitivement la possibilité d'une division mitotique des noyaux polyvalents.

Ainsi donc, dans la cellule nourricière, les phénomènes nucléaires sont extrêmement complexes. Le noyau primitif, lorsqu'il a suffisamment accru son volume, se divise ; les deux noyaux ainsi formés peuvent se diviser à leur tour ; toutes ces mitoses sont normales — mais, les deux ou les quatre noyaux normaux existant alors dans la même cellule vont, par un phénomène inverse, se fusionner. Ainsi se forment dans le tapis des noyaux polyvalents, ou synkarions, de valeur et de volume variables. Ce n'est pas tout : les synkarions eux-mêmes peuvent se diviser (cinèses hyperchromatiques). Tous ces phénomènes sont pratiquement achevés au moment où se forment les tétrades polliniques ; on reconnaît seulement encore à ce moment quelques fusions tardives.

Comment expliquer, maintenant, cette succession de phénomènes nucléaires ? La multiplication des noyaux s'explique très bien par

l'accumulation des substances nutritives dans le tapis ; mais que dire des fusions ultérieures ?... Nous les avons présentées, dans une note antérieure <sup>(1)</sup>, comme une réaction à l'appauvrissement de la cellule en matières nutritives. Nous devons renoncer à cette hypothèse, peut-être séduisante, assurément facile. Car, en effet, les fusions nucléaires sont souvent extrêmement précoces et se réalisent alors à un moment où la cellule n'a rien perdu de ses réserves. Et d'ailleurs, si notre interprétation restait exacte, comment s'expliquerait à son tour la bipartition des noyaux fusionnés ; il nous faudrait invoquer un nouvel afflux nutritif ?

Avouons donc que la raison de ces phénomènes est encore obscure et que de nouvelles recherches sont nécessaires pour les interpréter. Sans doute, on peut dire qu'ils expriment les modifications de l'équilibre nucléoplasmique. C'est une constatation, ce n'est pas une explication. Pour donner celle-ci, d'ailleurs, il faudrait comparer toute l'évolution du tapis aux phénomènes observés dans certains cas pathologiques et qui sont de même ordre. Cette comparaison a été tentée déjà, sans pourtant qu'un éclaircissement sérieux en ait été obtenu.

On a bien cru expliquer les phénomènes précédents en invoquant la parenté des cellules du tapis et des cellules sexuelles, résultant de leur origine, la cellule nourricière évoluant plus tard dans le sens somatique en raison de sa position. Cette opinion a été soutenue surtout par ROSENBERG <sup>(2)</sup>.

Il invoque d'abord pour cela le synchronisme des mitoses dans les cellules du tapis, comparable à celui des mitoses de la cellule mère pollinique au moment de la formation des tétrades. Il nous semble, avec BONNET, avec STRASBURGER, que ce synchronisme s'explique suffisamment par le fait que les deux noyaux en cours de bipartition se trouvent soumis exactement aux mêmes conditions de nutrition.

ROSENBERG rapproche ensuite l'existence de quatre noyaux dans la cellule nourricière de la formation de quatre cellules dans la tétrade. Mais le nombre de quatre noyaux dans la cellule du tapis n'est pas constant, il est seulement fréquent.

Il remarque enfin, que, dans le *Drosera*, les divisions nucléaires dans les cellules du tapis et dans la cellule mère définitive sont sensiblement simultanées. C'est là une simple coïncidence que ni BONNET, ni nous-même, n'avons retrouvée dans aucun cas ; nous avons au contraire constaté, l'un et l'autre, que les phénomènes nucléaires dans le tapis sont presque complètement achevés au moment où commence la formation des tétrades.

1. MASCRÉ : Sur le rôle de l'assise nourricière du pollen. C. R. 168, 1919, p. 4120.

2. ROSENBERG : Loc. cit., 1899.

Nous n'avons, d'autre part, jamais remarqué, dans les cellules nourricières, aucune apparence comparable à la contraction synaptique. BONNET, à qui l'importance d'une telle rencontre n'a pas échappé, n'en a pas observé davantage.

Nous ne voulons pas nous étendre davantage sur ces arguments, exposés plus longuement par BONNET (1). Une chose nous étonne : BONNET expose des arguments analogues aux nôtres et pourtant, conclut « je pencherais plutôt en faveur de la première hypothèse », c'est-à-dire de celle-ci : « Les cellules nourricières sont réellement des « archespores somatisées, cette origine demeurant bien visible dans « *Zostera*, mais étant masquée dans la très grande majorité des cas « par l'ordre des cloisonnements. »

Aussi, nous permettra-t-on bien d'insister encore sur ce point. Nous pensons, avec la majorité des auteurs, que l'évolution des cellules nourricières est sous la dépendance des conditions *physiologiques*. Sans doute, le tapis externe dérive de la même cellule initiale que la cellule mère pollinique, mais la cellule transitoire aussi, et les cellules pariétales en dérivent. Elles, aussi, sont donc apparentées aux cellules sexuelles, dont elles sont seulement des parentes un peu plus éloignées. Si cette communauté d'origine explique l'évolution particulière du tapis, il est bien étonnant qu'elle n'influe en rien sur l'évolution des cellules de la paroi et qu'on ne trouve jamais chez celles-ci (y compris les cellules transitoires) le moindre caractère, même atténué, qui rappelle ceux du tapis. Mais, encore une fois, les cellules du tapis interne, différenciées aux dépens de cellules qui n'ont pas de communauté d'origine avec les cellules polliniques, suivent exactement la même évolution que les cellules nourricières externes, et, bien mieux, comme nous l'avons dit, précèdent plus ou moins celles-ci dans leur différenciation, sont même parfois caractérisées alors que les cellules externes sont à peine formées. C'est donc que *seules* les conditions physiologiques interviennent. On voit ici combien il était important, comme nous l'avons fait, d'étudier avec le plus grand soin ce tapis interne négligé auparavant par tous les auteurs.

Le plasma des cellules nourricières jeunes est abondant, granuleux, et devient bientôt fortement vacuolaire. Ces caractères ont été signalés depuis longtemps par les auteurs qui ont étudié le tapis. Nos observations confirment les leurs.

La vacuolisation du plasma s'accroît graduellement; elle peut atteindre un degré avancé, amenant par compression une déformation

1. BONNET : *Loc. cit.*, p. 701 et suiv.

plus ou moins marquée du ou des noyaux. Elle est parfois énorme : *Nicandra* (fig. 43), *Solanum Dulcamara* (fig. 55).

Il s'en faut qu'elle soit toujours aussi accusée et, dans un même genre, pour un même moment de l'évolution, elle est plus ou moins marquée. Ainsi, d'après BONNET, l'alvéolisation est poussée à l'extrême chez *Atropa Belladonna*. Or, nous avons souvent rencontré des anthères de cette plante dans lesquelles on trouve seulement quelques petites vacuoles. Il faut tenir compte aussi de l'influence des fixateurs employés. Nous avons signalé déjà que le formol exagère l'alvéolisation et donne aux vacuoles un contour si défini qu'on les croirait découpées à l'emporte-pièce dans la masse plasmatique.

Retenons donc simplement qu'il y a incontestablement alvéolisation du plasma, mais à des degrés divers, non seulement suivant les espèces, mais aussi, pour une même espèce, suivant les échantillons.

Dans les vacuoles, on observe presque toujours des grains de précipitation plus ou moins abondants. Ceux-ci se colorent par l'hématoxiline, par la safranine, par le violet-cristal. Le bichromate de potasse les colore en jaune et, d'ailleurs, ils sont toujours plus abondants chez les anthères fixées par les liqueurs chromiques. Toutes leurs réactions concordent donc avec celles que GUILLIERMOND <sup>(1)</sup> donne comme caractéristiques des composés tannoïdiques ou phénoliques. Dans une note parue en 1919, voici ce que nous en disions : « Il se précipite dans les vacuoles des granulations comparables aux corpuscules métachromatiques de DANGEARD » et, plus loin : « l'apparition du chondriome a donc succédé ici à la disparition des vacuoles à contenu métachromatique. Ce phénomène est à rapprocher des observations de DANGEARD ». C'est pourquoi GUILLIERMOND <sup>(2)</sup> écrit : « Dans une note récente, MASCRÉ paraît accepter les idées de DANGEARD. » La remarque du savant lyonnais est parfaitement juste. C'est que, dans cette note, désirant exposer rapidement nos premiers résultats, nous ne pouvions discuter en détail tous les points de notre travail et, n'ayant pas encore d'opinion bien établie sur ce point particulier, nous avons « comparé » nos corpuscules à ceux de DANGEARD et « rapproché » nos observations des siennes, sans préjuger du fond des choses. Depuis, nous avons constaté que les corpuscules des vacuoles correspondaient bien aux corpuscules de DANGEARD, mais il nous a semblé, à la suite des observations de GUILLIERMOND, que ceux-ci doivent être considérés comme constitués par des substances phénoliques ou tannoïdiques, plutôt que par de la métachromatine.

1. GUILLIERMOND : *Loc. cit.*, 1918.

2. GUILLIERMOND : Observations vitales sur le chondriome des végétaux et recherches sur l'origine des chromoplastides et le mode de formation des pigments xanthophylliens et carotiniens. *Revue génér. Bot.*, 31, 1919, p. 372.

Il nous paraît très probable que les vacuoles du tapis renferment des substances nutritives, provenant des tissus végétatifs voisins, à l'état dissous. En effet, on ne trouve à ce moment dans le tapis aucune substance de réserve figurée : pas d'amidon et, exception faite des quelques microsomes dont nous avons parlé plus haut (page 67), aucun corpuscule graisseux. On trouve, par contre, de l'amidon et des corpuscules graisseux dans les cellules pariétales, et les graisses sont particulièrement abondantes dans l'assise transitoire et dans les cellules végétatives contiguës au tapis interne (fig. 44). On trouve quelques rares grains graisseux dans les cellules polliniques au stade synaptique; on n'y trouve pas d'amidon. Cette répartition des graisses et de l'amidon est absolument constante chez tous les genres étudiés. Il semble donc bien, comme nous l'exposons page 65, qu'il y a arrêt des substances élaborées par la paroi ou le placentofide au niveau des cellules nourricières, et que celles-ci acculent ces substances à l'état dissous dans les vacuoles.

En effet, ces vacuoles disparaîtront tout à l'heure alors qu'apparaîtront dans le tapis, avec les chondriocentes, les graisses et l'amidon. Il semble donc qu'à ce moment, les cellules mères polliniques définitives se libérant et formant les tétrades, il y a à la fois livraison des substances accumulées dans le tapis, qui sécrète un liquide abondant, et élaboration de ces substances par le chondriome. Nous anticipons ici sur l'étude de la phase élaboratrice du tapis, mais cela nous paraît nécessaire pour comprendre son état actuel.

Nous venons de dire que les vacuoles disparaîtront tout à l'heure. Elles ont donc une existence *transitoire*. Ceci est important. En effet, beaucoup d'auteurs, et particulièrement BONNET, considèrent l'alvéolisation du plasma dans le tapis comme un signe de dégénérescence. Il n'en est rien. C'est beaucoup plus tard que nous trouverons dans les éléments du tapis *d'autres* vacuoles qui, cette fois, correspondront bien à la dégénérescence du tissu. D'ailleurs, peut-on raisonnablement considérer comme déjà dégénérées des cellules qui, comme celles-ci, possèdent un riche appareil nucléaire, capable encore de se diviser (car c'est à ce moment surtout que nous rencontrons les cinèses hyperchromatiques) et des éléments mitochondriaux?

Il faut dire, d'ailleurs, que l'existence d'éléments mitochondriaux à ce stade dans les cellules du tapis n'avait pas été constatée par les auteurs qui, avant nous, ont étudié l'anthère<sup>(1)</sup>. Nous écrivions, nous même, en 1919 « nous n'avons pas observé, ici, de chondriome bien défini ». Depuis, nous avons eu la preuve de son existence, qui nous

1. GUILLIERMOND avait pourtant signalé la présence de mitochondries granuleuses dans les cellules nourricières des grains de pollen et dans ceux-ci chez la Courge, l'Erythrina, le *Lilium candidum* (*Loc. cit.*, 1912).

paraissait encore insuffisante lorsque nous écrivions notre première note. En se reportant aux descriptions qui composent ensemble la première partie de notre travail, on verra que le chondriome est ici représenté par des grains et de courts bâtonnets, colorables par les méthodes habituelles, et qu'on met en évidence non seulement après fixation par le liquide de MEVES-DUESBERG qui nous a donné toujours de bons résultats, mais aussi après l'emploi du liquide de TELLYENICKSKY. Par contre, après fixation par le formol bichromate, nous avons toujours obtenu un plasma très fortement vacuolisé, homogène, retenant facilement et uniformément les colorants, avec quelques inclusions qui ne ressemblent plus aux éléments mitochondriaux colorés après l'emploi des réactifs précédents.

En résumé, au moment où les cellules mères polliniques vont bientôt former les tétrades, la cellule du tapis est pourvue de plusieurs noyaux, ou de synkarions, très chromatiques; son plasma est toujours, à un degré plus ou moins marqué, alvéolaire; on y trouve des mitochondries et de courts bâtonnets mitochondriaux; on n'y trouve ni graisses, ni amidon. Sa différenciation est alors complètement achevée. Il atteint l'âge adulte et va entrer dans la période de maturité, de fonctionnement. Ce n'est donc pas encore une cellule dégénérée, comme l'écrivait BONNET (voir plus haut page 58), mais une cellule prête à fonctionner. Nous allons étudier maintenant cette phase, caractérisée essentiellement par le développement du chondriome.

### *Le tapis adulte.*

Le tapis commence à fonctionner lorsque se forment les tétrades polliniques. C'est à ce moment qu'apparaît dans le sac pollinique un liquide abondant, sécrété par les cellules nourricières.

Celles-ci, aussitôt rompu leur contact intime avec le massif des cellules mères polliniques définitives, accroissent leurs dimensions; elles sont fortement turgescents. Les cellules du tapis externe s'allongent et prennent souvent des formes papilleuses. L'accroissement des cellules du tapis interne est plus marqué encore et le placentoïde est coiffé à son sommet d'un bouquet de cellules nourricières extrêmement développées, élargies à leur extrémité supérieure et disposées à la manière d'un éventail. Ce développement s'accompagne très souvent, dans le genre *Solanum*, d'un écrasement plus ou moins complet du placentoïde qui, par la déformation de ses éléments et l'aspect de ses noyaux, rappelle alors l'aspect de l'assise transitoire; il ne disparaît pourtant jamais complètement. Chez les Labiées,

GUÉRIN <sup>(1)</sup> a signalé un développement analogue du tapis interne, particulièrement accusé chez *Scutellaria Columnæ*.

Il y a peu de changement chez les noyaux. Quelques fusions encore se réalisent et les cinèses hyperchromatiques ne sont pas rares. Mais ce n'est là que la fin des processus précédemment décrits et déjà presque complètement achevés. Pourtant, on remarque fréquemment, surtout dans le tapis interne, une modification dans la forme des noyaux, qui deviennent amiboïdes. Il n'y a pas lieu de rapporter ces aspects à des fusions encore incomplètes, car on n'en rencontre jamais de semblables aux stades précédents où pourtant les fusions sont incomparablement plus nombreuses. Ces aspects ont été invoqués, surtout par TISCHLER <sup>(2)</sup> comme témoignant de la multiplication des noyaux par bourgeonnement. Nous avons vu qu'il faut complètement abandonner cette interprétation.

Ces changements dans la forme du noyau s'expliquent fort bien par l'existence de forts courants plasmatiques; ceux-ci existent certainement en raison du brusque allongement des cellules et de la disparition des vacuoles; le plasma, précédemment très dense, s'épanche dans la cavité cellulaire agrandie et le liquide des vacuoles diffuse dans le plasma, une partie même se répandant au dehors, dans la chambre pollinique. Il y a donc, à ce moment, un véritable brassage du plasma, très capable d'influencer la forme du noyau.

Des noyaux amiboïdes ont été d'ailleurs fréquemment signalés dans les cellules sécrétrices. BEER <sup>(3)</sup> qui les a rencontrés dans les cellules nourricières d'*Oenothera biennis* et d'*O. longiflora*, explique aussi leur forme particulière par le métabolisme actif de la cellule.

Le changement le plus important dans la cellule consiste dans l'apparition d'un chondriome fonctionnel bien défini. Nous allons décrire celui-ci, exposant seulement ensuite, pour plus de clarté, ce qu'ont décrit d'autres auteurs comme inclusions cytoplasmiques.

Nous avons dit, dans le chapitre consacré à la technique, quelles méthodes de fixation et de coloration nous avons employées. Les meilleurs résultats nous ont été donnés, rappelons-le, par le liquide de MEVES-DUESBERG, par le même liquide modifié par CHAMPY, par le liquide de LINDSAY-JOHNSON, par le liquide de CHAMPY à l'azotate d'uranyle et à l'acide osmique. Contrairement à ce qu'on observe en général pour les mitochondries, nous avons eu de mauvais résultats en fixant par le formol bichromate. Il est à retenir aussi que le chondriome du tapis nous a paru particulièrement résistant vis-à-vis de l'acide acé-

1. *Loc. cit.*

2. *Loc. cit.*, 1903-1906.

3. *Loc. cit.*, 1905.

tique. Il est très souvent altéré par les liquides de FLEMMING ou de TELLYESNICKSKY, mais assez peu et reste reconnaissable : parfois même, il demeure presque intact. Les meilleures colorations ont été obtenues par les méthodes de REGAUD à l'hématoxyline ferrique, et d'ALTMANN. La méthode de BENDA s'est montrée capricieuse et nous a donné des résultats inconstants.

Quand la différenciation du tapis est achevée, on y trouve des granulations et de courts bâtonnets de nature mitochondriale constituant ensemble un chondriome végétatif. Nous y allons trouver, dès les débuts de la phase fonctionnelle, des chondriocotes typiques.

Nous n'avons pas remarqué de différence entre les espèces étudiées au point de vue de la forme ou de la dimension de leurs chondriocotes. Ceux-ci sont minces, allongés, légèrement flexueux ; quelques-uns sont légèrement renflés à leurs extrémités, formes en haltère considérées par GUILLIERMOND comme correspondant à la division des chondriocotes.

En même temps que les chondriocotes, apparaissent dans la cellule nourricière l'amidon et les graisses qui, jusqu'alors, en étaient absents.

L'amidon est d'origine mitochondriale et l'on retrouve tous les aspects, aujourd'hui classiques, décrits par GUILLIERMOND. De petits renflements apparaissent, sur le trajet ou à l'extrémité des chondriocotes, dans lesquels se forme un petit grain d'amidon. L'amidon n'existe jamais que sous forme de très petits grains, assez peu nombreux, souvent nettement rassemblés autour du noyau. Il ne manque pas, d'ailleurs, de cellules dont l'amidon demeure absent. Il ne constitue donc qu'une faible réserve nutritive et doit être considéré comme amidon transitoire. Contrairement à nous, GUILLIERMOND <sup>(1)</sup> n'a pas trouvé d'amidon dans le tapis staminal de l'*Iris* ou de la *Tulipe*. Son existence est absolument certaine dans tous les végétaux que nous avons étudiés, mais il persiste peu de temps.

Les graisses sont beaucoup plus abondantes. On se rappelle que les graisses, au stade synaptique, se trouvent dans les assises pariétales, surtout dans l'assise transitoire, et qu'elles existent déjà en petite quantité dans les cellules mères polliniques, alors que les cellules nourricières n'en renferment pas. Les premiers grains, très petits, apparaissent sur le trajet des chondriocotes et leur origine mitochondriale n'est pas douteuse ; GUILLIERMOND fait la même remarque dans l'anthere de l'*Iris* et de la *Tulipe*. Mais le nombre et le volume des globules graisseux augmentent très rapidement, de sorte qu'il est bientôt impossible, même dans des coupes très minces, de reconnaître

1. *Loc. cit.*, 1919.

leurs rapports avec le chondriome. Sans aucun doute, à partir d'un certain volume, les globules graisseux se détachent du chondriocente générateur ; ils sont dépourvus de membrane colorable par l'hématoxyline ou le violet cristal.

Il n'y a pas de plastes proprement dits dans le tapis.

Divers auteurs avaient signalé, déjà, dans le cytoplasme des cellules nourricières, l'existence d'inclusions de forme variable.

Le premier, MEVES <sup>(1)</sup> décrit, dans le tapis de *Nymphæa alba*, des formations filamenteuses très colorables ; il les met en évidence, après fixation au liquide de FLEMING, par la coloration d'HEIDENHAIN. Les filaments, allongés, contournés sur eux-mêmes, sont parfois agglomérés en amas. Il les considère comme analogues aux chondromites observés chez les animaux.

BEER <sup>(2)</sup>, en 1903, retrouve des formations du même type dans le tapis d'*Oenothera biennis* et d'*OE. longiflora*. Il en donne l'interprétation suivante : elles apparaissent à mesure que disparaît le noyau ; elles proviendraient, plus précisément, de la transformation des nucléoles et des membranes nucléaires. Il y aurait successivement, dans l'évolution du tapis, incorporation au noyau des substances accumulées dans la cellule, puis, par l'intermédiaire des formations précédentes, livraison des substances nucléaires au pollen. Chez divers *Oenothera*, GATES <sup>(3)</sup>, en 1907, GEERTS <sup>(4)</sup>, en 1909, retrouvent ces inclusions. BEER, en 1911, observe des fibres et des granules dans la cellule nourricière de l'*Ipomæa purpurea*, et, quoiqu'il n'ait pu réussir à établir absolument leur origine, les considère comme dérivant du noyau.

TISCHLER <sup>(5)</sup>, en 1906, décrit dans les cellules nourricières de divers *Ribes* (*R. intermedium*, *R. Gordonianum*, *R. sanguineum*) des filaments, des bâtonnets, des grains disposés en chapelet, tous se colorant fortement par l'hématoxyline. Il dessine des filaments « sortant » du noyau. Il ne doute pas de l'origine nucléaire de toutes ces inclusions, qui lui rappellent, de manière frappante, les corpuscules chromidiaux de GOLD-SMITH. En 1908, TISCHLER fait des observations analogues chez *Syringa chinensis*.

Nous citerons encore les remarques de DERSCHAU (1907) <sup>(6)</sup> chez *Lilium Martagon*, *Iris germanica* et la description de « beaux chon-

1. MEVES : Ueber das Vorkommen von Mitochondrien bzw. Chondromiten in Pflanzenzellen. *Ber. d. deutsch. Bot. Ges.*, **22**, 1904.

2. *Loc. cit.*, 1903.

3. *Loc. cit.*, 1907.

4. *Loc. cit.*, 1909.

5. *Loc. cit.*, 1905-06.

6. VON DERSCHAU : Ueber Analogien pflanzlicher und tierischer Zellstrukturen. *Beih. z. Bot. Centralbl.*, **22**, 1907.

driocoques filamenteux » dans le tapis d'*Asparagus officinalis*, par LEWITSKY (\*).

BONNET (1911) étudie longuement les formations qu'il rencontre dans le tapis staminal de *Cobæa splendens* après fixation au liquide de MERKEL et coloration suivant la méthode d'HEIDENHAIN. Ces formations apparaissent quand le grain de pollen commence à sécréter sa membrane. Ce sont des écheveaux de filaments parallèles, généralement assez peu sinueux, avec quelques anastomoses grêles ; le même écheveau peut s'étendre dans plusieurs cellules quand celles-ci, ayant perdu leur paroi cellulosique, forment une sorte de syncytium.

L'auteur considère ces apparences comme correspondant non à des filaments, mais à des lamelles feuilletées ; celles-ci, qui consistent dans un renforcement des trabécules protoplasmiques, sont imprégnées de substances basophiles auxquelles on a assigné, sans que la démonstration en soit absolue, une origine nucléaire ou nucléolaire. L'origine nucléaire n'est pas invraisemblable ici, dit l'auteur, en raison du « lessivage chromatique » du noyau dégénéral. BONNET distingue, à côté de l'ergastoplasme, des « nucléoles extranucléaires », ou « corps paranucléaires » dont la définition ne paraît pas absolument précise ; il y revient en 1912, dans un travail ultérieur, et nous en avons parlé plus haut (page 67).

Plus tard BONNET décrit dans les cellules du tapis d'autres inclusions qu'il désigne sous le nom de « formations chromidiales », adopté comme « une expression abrégée, ne préjugant rien, *a priori*, sur la nature, l'origine, l'évolution et le rôle des différenciations qu'il sert à désigner, ni même sur leur parenté, ni leur similitude ». Ce sont chez *Yucca*, des filaments mêlés de corps noirs et de formations en anneau, des « filaments serpentiformes » et des formations annulaires chez le *Datura*, chez l'*Hellébore* : des chromidies filiformes ressemblant aux formations ergastoplasmiques ; des anneaux encore, et des granulations, chez *Fuchsia*. BONNET discute longuement la nature de ces inclusions.

En 1919, nous signalions l'existence du chondriome dans les cellules nourricières et nos premières observations sont confirmées par ce travail. De son côté, nous avons vu que GUILLIERMOND a signalé la présence de chondriocoques typiques dans le tapis staminal de l'*Iris* et de la *Tulipe* (1920) ; déjà il avait reconnu l'existence de grains mitochondriaux isolés dans le tapis staminal de diverses espèces (Courge, *Erythrina*) (1912).

A la lumière des descriptions faites par nous-même et par GUILLIERMOND, à la suite de l'emploi des méthodes de fixation et de coloration

1. LEWITSKY : Ueber die Chondriotomercie pflanzlichen Zellen. *Ber. d. deutsch. bot. Gesells.*, 28, 1911, p. 538.

propres au chondriome, nous pouvons discuter les résultats exposés par les auteurs précédents.

Un certain nombre de formations décrites sont rapportées à l'ergastoplasme. Nous n'avons jamais observé de formations de ce type. Leur existence doit être rapportée à l'emploi de fixateurs spéciaux (liquides de FLEMMING, de MERKEL) altérant le chondriome typique. Après l'emploi du réactif de FLEMMING, nous avons reconnu dans le cytoplasme, fréquemment, un aspect lamellaire qui rappelle les structures ergastoplasmiques.

La notion de chromidie est d'un ordre différent. Elle n'est pas fondée sur la forme des éléments, mais sur leur origine. Pourtant, on admet, généralement, que les chromidies se distinguent sensiblement du chondriome proprement dit par leur résistance à l'acide acétique et une sensibilité un peu différente aux réactifs colorants. TISCHLER, parmi ceux qui considèrent comme des chromidies les inclusions du tapis, représente, comme nous l'avons vu, des chromidies sortant du noyau ; ce n'est là, vraisemblablement, qu'une apparence.

BONNET, qui emploie l'expression de « formations chromidiales » avec les réserves que nous avons dites, invoque d'autre part, en faveur de l'origine nucléaire des substances basophiles imprégnant l'ergastoplasme, le « lessivage chromatique » du noyau. En réalité, il faut remarquer que les structures décrites apparaissent bien avant que le noyau dégénère. Peut-être y a-t-il lieu de retenir la notion de chromidie pour les inclusions particulières que nous avons signalées chez les *Solanum* (pages 38-39) ; encore, comme nous l'avons dit, doit-on garder sur ce point quelque réserve.

On peut donc dire que les aspects dessinés par les divers auteurs qui nous ont précédé correspondent au chondriome typique décrit par nous-même et par GUILLIERMOND, mais déformé par les fixateurs. Par exemple, la figure 111 du mémoire de BONNET présente exactement le même aspect que nous avons souvent observé lorsque le chondriome est légèrement altéré par le liquide de TELLYESNICKY. D'autres aspects : « filaments serpentiformes » et « inclusions annulaires » de BONNET, que nous avons cités ici, correspondent sans aucun doute aux filaments spiraloïdes et aux vésicules que nous décrirons plus loin comme des formes de dégénérescence du chondriome.

En résumé, si l'on fixe et colore la cellule nourricière adulte par les méthodes spéciales, l'existence de chondriocontes typiques n'y est pas douteuse. Pourtant, leur mise en évidence reste assez laborieuse ; la fixation de la cellule nourricière est difficile et sa coloration délicate en raison de l'abondance de son contenu. Aussi n'est-ce pas « un fait assez curieux qu'on n'a pas pu déceler les formations chromidiales

dans les cellules tapètes de toutes les plantes » comme l'écrit BONNET en rappelant que TISCHLER <sup>(1)</sup> chez un hybride de la *Bryone* et chez *Mirabilis Jalapa*  $\times$  *M. tubiflora*, WINCKLER <sup>(2)</sup> chez *Wickstroemia* n'y ont pas réussi. Avant de parvenir à caractériser chez tous les genres que nous avons étudiés le chondriome, il nous a fallu de nombreux essais. Du moins, avons-nous réussi dans tous les cas à reconnaître au même stade de l'évolution cellulaire un chondriome de même type. Le rôle de celui-ci dans l'élaboration des substances sécrétées par le tapis n'est pas douteux.

L'existence de ce chondriome est relativement courte et les signes de son altération sont les premiers signes reconnaissables de la dégénérescence du tapis.

### *Dégénérescence du tapis.*

Il est difficile de déterminer avec précision le début exact de la dégénérescence du tapis, dont les premiers signes consistent dans l'altération du chondriome. On peut dire que, lorsque la dégénérescence est manifestement commencée, le grain de pollen est encore uninucléé et que sa membrane est déjà notablement épaissie; les ornements de l'assise mécanique ne sont pas encore reconnaissables.

**Modifications de la membrane.** — A notre connaissance, il semble qu'on n'ait pas accordé d'attention spéciale aux modifications, pourtant importantes, que subit la membrane du tapis au début de la dégénérescence.

La membrane de bordure s'épaissit et se cutinise. Quand on surcolore la coupe par la safranine et qu'on procède ensuite à la décoloration par l'alcool chlorhydrique faible ou par l'alcool absolu, la membrane de la cellule nourricière qui borde le sac pollinique demeure colorée en rouge; par une régression plus poussée, elle demeure colorée en jaune orangé. Quand on surcolore par le violet cristal et qu'on décolore ensuite par l'acide acétique à 30 %, puis par l'alcool absolu, comme dans la méthode de BENDA, la membrane du tapis demeure colorée en violet. D'une manière générale, la coloration de cette membrane est toujours semblable à celle que l'on observe au même moment dans les vaisseaux de bois du filet ou, si elles sont formées, dans les bandes

1. TISCHLER : Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. *Arch. für Zellforschung*, I, 1908, 83.

2. WINCKLER H. : Ueber Parthenogenesis bei *Wickstroemia indica*. *Botan. Untersuch. aus Buitenzorg*, II, 7, 1906.

d'épaississement de l'assise mécanique; la coloration est seulement moins accentuée et moins résistante aux agents de décoloration. Lorsque la régression est poussée suffisamment loin et sans excès, on n'observe plus, le long de la membrane, que des ponctuations fortement colorées; celles-ci sont de dimensions variables : très fines chez la Belladone, le Tabac, un peu plus volumineuses chez le *Datura* et le *Lycium*, très marquées chez la Tomate, le *Solanum nigrum* et surtout chez le *S. tuberosum*. Ces ponctuations se colorent comme celles que l'on peut observer au même moment à la surface du grain de pollen. Elles demeurent toujours isolées; il n'y a jamais de réseau lignifié proprement dit.

D'après CHATIN, la cloison du tapis est plus épaisse lorsque manquent les « cellules fibreuses ». Nous voyons bien que les ponctuations lignifiées sont plus volumineuses chez *Solanum* et *Lycopersicum* où ces cellules manquent, mais cela n'est pas suffisant pour confirmer l'opinion de CHATIN.

Les membranes latérales elles-mêmes se colorent parfois comme la membrane externe et peuvent présenter quelques ponctuations (*S. tuberosum*); la membrane profonde reste toujours mince et se colore faiblement par le violet cristal.

Au contact du tapis externe, l'assise transitoire a complètement disparu; on en reconnaît encore les membranes plissées; le contact entre le tapis et la paroi est donc beaucoup moins intime qu'aux stades précédents.

Lorsque ces modifications s'accusent dans la paroi, la cellule, encore riche en contenu cellulaire ou en substances de réserve, est fortement turgescente. La turgescence diminue à mesure que les réserves et le contenu cellulaire s'épuisent. Il en résulte un plissement, un affaissement des parois; les parois latérales prennent un aspect sinueux généralement assez peu accusé; les plissements de la membrane externe sont beaucoup plus marqués, par exemple, chez *Solanum tuberosum*. Cet affaissement s'accompagne parfois de dislocation partielle et le tapis se dissocie plus ou moins. Quelques cellules peuvent alors rompre leur paroi et déverser leur contenu dans le sac pollinique ou y émigrer entières. Cette dislocation, cette émigration sont considérées comme un caractère propre aux tapis *plasmodiaux* par opposition aux tapis *sécréteurs*. Nous pouvons dire dès maintenant que le phénomène n'est ni général, ni constant; nous en tirerons plus loin les conséquences.

Il n'est pas douteux que l'épaississement et la cutinisation des parois chez les cellules nourricières influe sur leurs échanges, sur la livraison de substances nutritives au pollen; mais nous ignorons encore comment se traduit cette influence sur le mécanisme intime des phénomènes.

**Dégénérescence des noyaux.** — C'est très généralement par *caryolyse* que le noyau disparaît. Lorsqu'on traite par l'hématoxyline, la masse nucléaire se colore assez uniformément et pas beaucoup plus que la masse plasmatique; lorsque la régression est achevée, on distingue dans le noyau des corpuscules assez nombreux, mais toujours petits et peu colorables. Le contraste est énorme entre les noyaux des figures 30, 33 et ceux de la figure 36 chez *Datura arborea*. Le même contraste se retrouve dans tous les cas. Les grains chromatiques sont répartis au pourtour du noyau, au voisinage de la membrane nucléaire qui demeure très facilement reconnaissable. On ne reconnaît plus de nucléole. Quant au réseau de linine, il a disparu. A mesure que le phénomène s'accroît, le suc nucléaire diffusant dans le plasma, le noyau diminue de volume et souvent son contour devient sinueux, son aspect ridé. Bientôt on n'en retrouve plus trace.

On a pu donner à cet appauvrissement du noyau le nom de « lessivage chromatique ». Nous avons vu qu'il a été invoqué en faveur de la nature chromidiale des inclusions de la cellule. Il est possible que les substances expulsées du noyau et qui imbibent le cytoplasme se fixent au niveau des éléments figurés; mais nous verrons que ceux que l'on rencontre à ce moment dans le cytoplasme sont les restes du chondriome altéré. En admettant qu'ils fixent la chromatine, le phénomène ne présente plus d'intérêt particulier. Nous avons bien signalé chez *Solanum nigrum* et *S. tuberosum* quelques aspects auxquels on pourrait être tenté de donner le nom de chromidies, en les distinguant du chondriome; nous serons pourtant très réservés sur ce point.

A côté des phénomènes de caryolyse, nous avons rencontré des images de *caryorhexis*, mode de dégénérescence déjà signalé par BEER, ROSENBERG, TISCHLER, BONNET. Ici, la chromatine se rassemble en gros amas au pourtour du noyau, puis ces amas s'arrondissent, se rapprochent sans se confondre, la membrane nucléaire étant encore distincte; on ne reconnaît pas le nucléole qui semble encore ici disparaître le premier. Finalement, la membrane nucléaire disparaît, les sphérules chromatiques deviennent moins colorables, diminuent de volume, se désagrègent.

Nous avons rencontré fréquemment ce mode de disparition du noyau chez *Hyoscyamus* et *Nicandra* à côté de phénomènes de caryolyse typiques. Chez les autres genres, la caryorhexis est exceptionnelle.

Des phénomènes de pyknose ont été signalés par BONNET chez *Hyoscyamus* et *Fuchsia*. Il y a dans ce cas condensation de la masse chromatique au contact de la membrane nucléaire, le reste de la vésicule demeurant vide de tout contenu colorable. Nous avons très rarement rencontré ces aspects.

BONNET a rencontré fréquemment chez la Belladone des cas de dégé-

nérescence vacuolaire, le noyau étant digéré au sein d'une vacuole. Nous n'avons jamais observé cet aspect.

On voit donc que la dégénérescence nucléaire s'effectue très généralement par caryolyse; on peut trouver en même temps des caryorhexis et souvent des phénomènes de pyknose. Si ces deux derniers aspects sont particulièrement fréquents dans certains genres, il n'y a pourtant aucune répartition spécifique des divers types observés.

**Dégénérescence granulo-alvéolaire du plasma; dégénérescence grasseuse.** — La dégénérescence plasmatique est du type granulo-alvéolaire et s'accompagne de dégénérescence grasseuse.

Il y a d'abord contraction du cytoplasme; de petites vacuoles se forment, grandissent et confluent en vacuoles énormes; dans celles-ci on trouve des corpuscules de précipitation parfois nombreux, donnant les réactions des corpuscules tannoïdiques ou phénoliques que nous avons déjà signalés. Il est possible que certains de ces corpuscules, très fortement safraninophiles, représentent les restes de la chromatine nucléaire.

Le cytoplasme résiduel forme un revêtement au pourtour de la cellule, ou bien une masse centrale. Il est très grossièrement granuleux.

Dans la masse plasmatique, outre les débris du chondriome que nous étudierons tout à l'heure, on trouve des inclusions grasses très nombreuses et parfois énormes. On a vu (Belladone) comment cette accumulation des graisses est rapide; les coupes de *Nicandra* dessinées en 45 et 46 montrent combien elle est frappante. Nous avons dit que les premières granulations grasses se forment sur le trajet des chondriocontes; lorsque ceux-ci se détruisent, les granules grasses mis en liberté se fusionnent et s'accroissent, formant de grosses masses arrondies sans membrane d'enveloppe. Il est difficile d'admettre que l'énorme quantité de graisses accumulées dans les cellules provient uniquement des grains libérés par les mitochondries; il est probable qu'il y a formation de quantités nouvelles de graisses par transformation du contenu de la cellule qui dégénère.

**Dégénérescence du Chondriome.** — Les altérations du chondriome sont les premiers signes manifestes de la dégénérescence cellulaire. Les chondriocontes s'épaississent, prennent des aspects plus trapus; on observe des formes ramifiées. Surtout, il se forme de nombreuses vésicules; celles-ci apparaissent sur le trajet des chondriocontes ou à leur extrémité, accroissent peu à peu leur volume; pendant un certain temps la vésicule est prolongée par une sorte de pédicule ou d'appendice qui représente le chondrioconte initial; ce prolongement lui-même disparaît et la vésicule paraît absolument indépendante. Les

vésicules ainsi formées ne renferment pas d'amidon : elles proviennent, pour un certain nombre au moins, des « plastides » qui, précédemment, avaient formé un grain d'amidon résorbé plus tard.

Ces vésicules résistent très bien à l'action de tous les réactifs et se retrouvent indifféremment après l'emploi des fixateurs mitochondriaux, ou des fixateurs tels que ceux de FLEMMING, de TELLYESNICKY, de BONNET qui, plus ou moins, altèrent le chondriome. On les colore facilement par le violet-cristal dans la méthode de BENDA, par l'hématoxyline dans les méthodes de REGAUD ou d'HEIDENHAIN. Leur membrane est souvent inégale, plus épaisse sur une partie de son étendue. Ces formations peuvent confluer et donner les aspects représentés chez le *Datura* (fig. 36). Elles ne renferment pas de matière grasse, ni d'amidon ; il n'est pas possible, après un examen méticuleux, de les considérer comme représentant la membrane d'enveloppe des inclusions graisseuses précédemment décrites ; on peut d'ailleurs les colorer à côté de celles-ci.

Les formations annulaires signalées par BONNET, parmi les inclusions du cytoplasme, comme représentant des leucoplastes altérés (théorie analogue à celle de LEWITSKY) sont certainement identiques aux vésicules précédentes.

Nous avons autrefois présenté ces formations comme « au moins très voisines » des « vésicules deutoplasmiques » signalées par ORMAN dans le sac embryonnaire des Liliacées (<sup>1</sup>). En observant de plus près et sur de nouveaux exemples leur origine et les conditions de leur apparition, nous avons renoncé à notre première interprétation. Nous nous demandons même si les « boules deutoplasmiques » décrites par ORMAN comme des enclaves nourricières ne sont pas des figures correspondant à l'altération du chondriome. De son côté, GUILLIERMOND considère les éléments décrits par ORMAN comme résultant d'une mauvaise fixation.

On rencontre, plus tard encore, des éléments flexueux mal définis : formations spiraloides. Elles proviennent des vésicules précédentes dont la membrane finit par se rompre en un point et flotter dans la cellule. C'est à ces filaments que l'on doit rapporter les « filaments serpentiformes » de BONNET. (*S. tuberosum*, fig. 59).

Enfin, tout cela finit par se résoudre en granulations inégales, qui se répartissent dans la masse cytoplasmique.

Il est remarquable que cette dégénérescence du chondriome est assez semblable à l'altération que lui font subir les milieux hypotoniques d'après GUILLIERMOND : gonflement des chondriocontes en vésicules dont la paroi souvent se déchire et finit par se résoudre en

1. ORMAN: Recherches sur les différenciations cytoplasmiques chez les Végétaux. *La Cellule*, 28, 1913, p. 365.

granulations. Cela nous paraît facilement compréhensible ; la cellule nourricière aux débuts de l'âge adulte est extrêmement riche en substances de réserve ; elle est fortement turgescence ; à mesure que les substances nutritives sont livrées par le tapis au pollen, la concentration du suc cellulaire s'abaisse et le suc devient hypotonique par rapport à sa concentration antérieure. Ainsi, cette diminution de concentration, diminuant la turgescence de la cellule, détermine le mode d'altération du chondriome, comme elle explique l'affaissement, le plissement des cadres cellulaires, comme elle explique encore la diffusion, dans le cytoplasme, du suc nucléaire.

**Restes du tapis.** — Les cadres cellulaires du tapis, plus ou moins affaîssés, mais toujours parfaitement reconnaissables, persistent tardivement ; on les retrouve encore lorsque l'étamine est prête à s'ouvrir. Dans le cadre cellulaire, on ne retrouve que des vésicules résiduelles arrondies ou allongées.

Ce ne sont pas des masses de substance grasse. Elles se teignent en bistre, ou en brun par l'acide osmique, mais quand on éloigne le précipité d'osmium par l'eau oxygénée, on peut colorer ces vésicules par l'hématoxyline. Il y a donc là des sortes de « vessies » (nous ne pouvons imaginer d'expression qui nous paraisse plus convenable) dont la paroi est imprégnée d'une petite quantité de matière grasse. Elles proviennent sans doute des restes de vésicules ?... A côté d'elles on trouve encore parfois quelques inclusions graisseuses vraies et de grosses gouttelettes fortement safraninophiles. Tout cela flotte vraisemblablement dans un liquide remplissant la cellule.

A ce moment, l'étamine est prête à s'ouvrir, souvent entr'ouverte, parfois ouverte. Toujours, le développement du pollen est complètement achevé. Plus tard, on ne retrouve plus sur tout le pourtour du sac pollinique ouvert qu'un mince liséré où l'on reconnaît les restes des parois cellulaires affaîssées, avec leurs ponctuations lignifiées, lorsque celles-ci sont suffisamment volumineuses (*Lycopersicum*, *Solanum nigrum*, *S. tuberosum*) que colore le violet-cristal ou la safranine ; quelques grains graisseux, quelques gouttelettes safraninophiles persistent encore. Cette persistance des cellules nourricières flétries est importante à considérer.

### *Nature sécrétrice du tapis des Solanacées.*

GOEBEL distingue deux types de tapis : les tapis plasmodiaux et les tapis sécréteurs.

Chez les premiers, les parois cellulaires se détruisent et le contenu cellulaire émigre dans la cavité staminale, arrive au contact des

grains de pollen qui puisent directement dans ces masses amorphes les substances nutritives. Chez les seconds, les cellules demeurent intactes jusqu'à la maturation des spores, assurant la nutrition de celles-ci par la sécrétion de substances solubles (Lycopodinéées).

En général, on considère que chez les Gymnospermes et les Angiospermes, le tapis est de nature plasmodiale, en admettant cependant quelque atténuation dans certains cas. Ainsi BONNET écrit : « Le présent travail, consacré uniquement aux Angiospermes, ne porte que sur les tapètes plasmodiaux. » Parmi les plantes qu'il examine, nous trouvons la Belladone et la Jusquiame que nous étudions nous-même dans ce travail.

Il nous apparaît que le *tapis staminal des Solanacées est un tapis du type sécréteur*. Nous avons vu que, au voisinage de la déhiscence, les cadres cellulaires persistent; peu importe qu'ils soient affaissés : ils sont intacts, les ponctuations même de la paroi sont reconnaissables, et, dans leurs limites, on trouve les résidus figurés que nous avons décrits (p. 87); aucun reste du noyau ni du cytoplasme ne sont reconnaissables; à peine persistent quelques grains graisseux. La cellule est évidemment épuisée; à ce moment le pollen est mûr. Que les parois restantes achèvent de s'affaïsser, cela ne présente plus d'intérêt.

Il est vrai que l'on observe fréquemment des amas errants provenant de la désintégration du tapis. Mais jamais, les cas de dégénérescence pathologique des *Solanum* exceptés, nous n'avons trouvé un tapis totalement transformé en plasmode errant. L'existence des débris observés est parfaitement compatible avec le fait que le tapis est sécréteur. Au moment où le tapis dégénérait plisse ses parois, il y a dislocation de certains éléments, rupture de leurs membranes. La cellule ainsi détachée de ses voisines, ayant parfois conservé ses membranes presque intactes, émigre dans la cavité pollinique; ou bien, la paroi se rompant, le contenu cellulaire se répand dans le sac pollinique; on reconnaît alors dans la masse errante les mêmes inclusions que dans la cellule : graisses, vésicules, noyaux dégénérés. Cela doit être considéré, à notre avis, comme un accident au cours de l'évolution staminale, et un accident inévitable, ne touchant d'ailleurs jamais qu'une partie de l'assise nourricière.

Il faudrait, pour admettre ici une évolution du type plasmodial, que les parois se détruisant ou se rompant dans toute l'étendue de l'assise nourricière, le contenu entier, ou presque entier, de l'assise nourricière, se répandît dans le sac pollinique.

Il n'en est rien. Nous pouvons donc conclure, nous semble-t-il, que le tapis est ici une assise sécrétrice, assurant la nutrition du pollen par la livraison de substances nutritives dissoutes. Occasionnellement, la désintégration de quelques parties de ce tapis lui donne l'apparence d'un tapis plasmodial.

### *Le pollen.*

Sans étudier spécialement les grains de pollen, nous avons noté quelques-unes des structures mitochondriales qu'on y observe au cours de leur évolution. Nos remarques confirment les résultats obtenus par GUILLIERMOND dans l'étude qu'il a faite du grain de pollen de *Lilium candidum* (\*).

Dans la cellule mère définitive, au stade synaptique, on observe, dans le cytoplasme, des mitochondries granuleuses et de courts bâtonnets. On ne trouve pas d'amidon, on rencontre des globules graisseux. Dans le jeune grain de pollen, récemment libéré de la tétrade, on retrouve grains et bâtonnets, avec de courts chondriocotes et quelques plastides; un peu d'amidon paraît, les globules graisseux sont plus abondants. Cela persiste jusqu'au moment où, dans les grains de pollen, se forment le noyau végétatif et le noyau générateur. A ce moment, le cytoplasme est creusé de nombreuses vacuoles, très régulières. Les globules graisseux sont très nombreux; on distingue encore des chondriocotes et des plastides; un certain nombre de ceux-ci, les plus volumineux, renferment de l'amidon, surtout localisé vers la périphérie du grain de pollen.

### *Les parois staminales.*

La paroi de l'anthère comprend : l'épiderme et deux couches, en général, de cellules pariétales, dont nous avons vu l'origine. Nous ne ferons, sur leur évolution, que quelques remarques.

Dans l'épiderme apparaissent, de très bonne heure, des chondriocotes élaborant de l'amidon et des globules graisseux. Il n'y a pas de plastes proprement dits. Le chondriome se détruit par gonflement des vésicules. On trouve en outre, dans l'épiderme, des globules de nature tannoïdique ou phénolique, souvent volumineux. On sait aussi, depuis les recherches de MOLLE (\*), que l'épiderme renferme des *alcaloïdes*, que l'on rencontre, d'autre part, dans les cellules nourricières; ces deux tissus ont donc au point de vue de la localisation des alcaloïdes, substances de déchet, le même rôle.

Nous n'avons jamais rencontré de stomates dans l'épiderme staminal. Chez *Datura arborea* quelques cellules donnent des poils

1. GUILLIERMOND. Sur l'évolution du chondriome pendant la formation des grains de pollen de *Lilium candidum*, C. R. 170 (1920), p. 1003.

2. *Loc. cit.*

tecteurs ou sécréteurs. Nous rappellerons aussi la présence de poils nombreux dans l'étamine de la Tomate et nous avons dit leur rôle probable dans la déhiscence.

Dans les assises pariétales, dès que les cloisonnements sont achevés, des chondriocotes, des granulations graisseuses, de l'amidon apparaissent de la même façon que dans l'épiderme. Très généralement, le chondriome se détruit, comme précédemment par gonflement, avec formation de nombreuses vésicules à parois minces. Dans le genre *Nicotiana*, chez *Cestrum Parqui*, pourtant, il se différencie des plastes véritables.

Nous n'avons pas étudié spécialement l'assise mécanique, formée d'une, parfois (*Nicandra*) de deux couches de cellules pourvues d'épaississements lignifiés. Nous signalerons pourtant que nous avons souvent remarqué, dans les cellules fibreuses de l'anthère mûre, ouverte ou prête à s'ouvrir, la présence de noyaux, peu chromatiques, d'un peu de plasma, de plastes ou de vésicules renfermant encore de l'amidon.

Dans la paroi de l'anthère, on trouve quelques globules tannoïdiques, mais en petit nombre; on y trouve un peu d'alkaloïdes dans les anthères âgées, en particulier dans les cellules fibreuses (*Belladone*), mais toujours en moindre quantité que dans l'épiderme.

### *Région suturale. Déhiscence de l'étamine.*

Chez plusieurs des espèces étudiées, on observe une structure très particulière de la région suturale de l'anthère, à l'extrémité de la cloison interlogettes.

Cette région est très peu différenciée chez les *Datura*, chez *Nicandra physaloïdes*, *Hyoscyamus*, *Scopolia carniolica*, *Salpiglossis sinuata*. On y observe seulement quelques cloisonnements tangentiels de l'épiderme. Les cellules sous-épidermiques sont petites, serrées; tous ces éléments ne se distinguent des cellules voisines que par l'absence d'amidon. Tardivement, les cellules sous-épidermiques, vides de tout contenu, se détruisent. Nous n'y avons pas rencontré d'oxalate de calcium.

Par contre, nous avons observé une structure très particulière chez les espèces suivantes : *Atropa Belladonna*, *Nicotiana Tabacum*, *N. gigantea*, *N. rustica*, *Lycium*, *Capsicum anuum*, *Lycopersicum esculentum*, *Physalis Alkekengi*. Chez les *Solanum* la différenciation est de même ordre, mais moins accentuée.

Lorsque la différenciation des tissus de l'anthère est achevée, un peu avant que se réalise la contraction synaptique chez les cellules mères polliniques, cellules épidermiques et sous-épidermiques sont

riches en protoplasme finement granuleux (Belladone, fig. 14). L'épiderme se dédouble par une série de cloisonnements tangentiels réa-lisés dans toutes, ou dans quelques-unes de ses cellules. Suivant les cas, on observe, soit simplement deux cellules (cas général), soit trois et jusqu'à quatre cellules superposées (Belladone, fig. 16). Leur membrane externe s'épaissit, se cutinise. Chez la Tomate, les cellules se divisent rarement, mais, s'allongeant, prennent une forme papilleuse et épaississent leurs parois externes et latérales (fig. 68). On ne rencontre jamais d'amidon dans l'épiderme de cette région.

Les cellules placées sous l'épiderme, tantôt s'allongent simple-ment (Belladone, *Nicotiana*), tantôt se cloisonnent tangentiellement en donnant un massif cellulaire bien défini (*Nicotiana*, *Lycium*); chez *Physalis Alkekengi*, l'allongement des cellules est particulièrement précoce. Dans tout le massif ainsi constitué, on ne trouve jamais d'amidon. Lorsque le protoplasme y est encore abondant, on y dis-tingue des granulations, des bâtonnets mitochondriaux, de courts chondriocontes. Ces éléments élaborent des granulations grasses assez nombreuses.

Plus tard, tous les éléments de ce massif particulier dégénèrent; le protoplasme devient clair et vacuolaire, puis disparaît; le noyau devient moins colorable et disparaît aussi. Dans la cellule, on trouve de l'oxalate de calcium, en petits cristaux (cellules à sable). Nous l'avons trouvé chez toutes les espèces citées, plus ou moins abon-dant suivant les cas. Enfin, les cloisons cellulaires se détruisent elles-mêmes et l'on trouve alors dans la région une cavité oxalifère.

C'est en ce point que se rompt la cloison qui sépare les deux loges de l'anthère. L'évolution que nous venons de décrire n'est évidem-ment pas nécessaire pour cela, puisqu'elle manque chez certaines espèces où, pourtant, les deux loges de l'anthère entrent en commu-nication avant la déhiscence. Il n'est pas douteux, pourtant, que la formation d'une plage oxalifère prépare la déhiscence, en provoquant de très bonne heure la destruction des cellules. Lorsque les cellules de cette région sont détruites, la fermeture de l'étamine n'est plus maintenue que par l'épiderme. On observe très bien les phases de la déhiscence dans les figures 63 à 66 (Tomate).

Cette structure, si particulière et si frappante, a pourtant échappé aux auteurs qui ont étudié, à divers points de vue, l'étamine des Sola-nées. CHATIN, nous l'avons dit, a fort bien reconnu l'existence et le rôle probable des poils épidermiques staminaux chez la tomate; il n'y a pas vu la plage oxalifère. LECLERC DU SABLON (1), dans son travail sur la déhiscence de l'anthère, décrit l'assise mécanique du Tabac et de la

1. LECLERC DU SABLON : Structure et déhiscence des anthères. *Ann. sc. nat. (Bot.)*, 7<sup>e</sup> s. 1 (1883).

Belladone, mais n'y a vu ni les cloisonnements épidermiques, ni la plage oxalifère sous-épidermique.

Sans doute, c'est une notion classique que la destruction, à son extrémité, de la cloison qui sépare les loges de l'anthere est le premier acte de la déhiscence ; nos observations apportent une contribution intéressante à la connaissance de ce mécanisme dans certains cas.

La cause du dédoublement de l'épiderme est assez obscure. Peut-être est-ce plus particulièrement au niveau de la région suturale que se fait l'évaporation de l'eau (nous rappelons que nous n'avons jamais observé de stomates dans l'épiderme staminal). Peut-être le cloisonnement des cellules, en augmentant l'épaisseur de l'épiderme, diminue-t-il l'évaporation ? Le phénomène serait alors comparable à la formation de l'hypoderme dans certaines feuilles. Il y a dans cette explication une forte part d'hypothèse. Qu'on veuille bien la considérer comme une simple suggestion permettant d'orienter de nouvelles recherches.

---

## CONCLUSIONS

---

On observe une grande uniformité dans l'évolution de l'étamine chez les Solanées. C'est surtout à l'étude du tapis que nous nous sommes attaché.

Le tapis, ou assise nourricière, est constitué par une assise, généralement unique, de cellules situées immédiatement au contact de la masse pollinique et qui, utilisées à la nutrition du pollen, disparaissent plus ou moins tard au cours du développement de l'étamine. Dans l'évolution de ce tissu nourricier, nous avons distingué trois périodes : période d'organisation, état adulte, dégénérescence (page 57).

L'assise nourricière externe se forme de la façon suivante. Le premier cloisonnement de l'assise sous-épidermique primitive donne les cellules mères polliniques primordiales et l'assise pariétale primordiale. Celle-ci, par un nouveau cloisonnement, donne le tapis externe qui, sauf fréquemment chez *Nicandra*, ne subira plus de division tangentielle, et l'assise pariétale définitive. C'est donc le second des cloisonnements qui se succèdent dans la région sous-épidermique qui donne l'assise nourricière.

Nous avons montré que l'assise nourricière interne, provenant de la transformation des cellules du placentoïde, se différencie toujours avant l'assise externe et parfois (*Solanum*) de façon extrêmement précoce. Nous avons ainsi donné plus de force aux conceptions d'après lesquelles l'évolution du tapis dépend de conditions physiologiques, conceptions qui trouvaient encore quelques contradicteurs (BONNET) invoquant l'origine commune des cellules nourricières externes et de l'assise sporogène pour considérer les premières comme potentiellement sporogènes.

Les phénomènes nucléaires qui se manifestent à ce moment dans le tapis (multiplication des noyaux, fusions nucléaires, cinèses hyperchromatiques) ont été étudiés avec soin. Nous les croyons provoqués par l'accumulation de substances nutritives dans la cellule. Nous refusons de considérer la vacuolisation des cellules nourricières adultes comme un signe de dégénérescence ; leur vacuolisation, transi-

toire, est aussi la conséquence de l'accumulation des matières nutritives (<sup>1</sup>).

Nous avons mis en évidence le chondriome des cellules du tapis : mitochondries et courts bâtonnets de même nature dans les cellules à la fin de leur différenciation, puis chondriocentes typiques dans la cellule adulte. Ce chondriome élaboré de la graisse et de l'amidon transitoire. Il apparaît au moment de la formation des tétrades, alors que le tapis sécrète un abondant liquide dans lequel sont plongés les éléments polliniques. L'existence de ce chondriome typique n'avait pas été établie avant nos premières recherches (*C. R.*, 1919).

La cellule dégénère ensuite. Selon nous, les aspects observés pendant cette période s'expliquent par les modifications apportées à la composition du liquide cellulaire par la sécrétion des substances nutritives utilisées par le pollen. Il en résulte une diminution de la concentration du liquide, provoquant : la condensation et la coagulation du plasma avec formation de volumineuses vacuoles, l'altération du chondriome dont les aspects sont précisément ceux qui apparaissent chez le chondriome sous l'influence des liquides hypotoniques : la disparition du noyau, dont le suc diffuse dans la cellule, par caryolyse. A côté des phénomènes de caryolyse, nous avons rencontré des phénomènes de caryorhexis et, rarement, de pyknose. En même temps, il y a dégénérescence grasseuse du tapis, très riche en volumineuses inclusions osmiophiles. Aux débuts de la dégénérescence apparaissent, au niveau de la membrane, des modifications qui ne paraissent pas avoir été signalées : la membrane s'épaissit, se cutinise, s'orne très souvent de ponctuations lignifiées.

Dans l'étamine mûre persistent les cloisons des cellules nourricières : on ne trouve plus, à l'intérieur, que des masses résiduelles mal définies. Cette persistance est un fait important ; elle nous conduit à considérer que, contrairement à ce que l'on admet généralement pour les Angiospermes, le tapis des Solanées est du type sécréteur. Les masses errantes de protoplasme que l'on rencontre dans la cavité staminale doivent être considérées comme provenant d'une dissociation occasionnelle du tapis et ne suffisent pas à le faire considérer comme appartenant au type plasmodial.

Nous avons signalé de curieuses dégénérescences pathologiques du tapis des Solanées chez les genres *Solanum*, *Capsicum*, *Nicotiana*.

Nous avons confirmé la présence d'alcaloïdes dans les cellules nourricières en même temps que dans l'épiderme, curieuse similitude.

1. Les similitudes que l'on a signalées dans l'évolution des cellules nourricières du pollen et celle des cellules antipodes du sac embryonnaire résultent des analogies qu'on observe dans leur rôle physiologique. Nous les avons volontairement négligées dans notre travail.

Nous avons noté au passage quelques observations se rapportant à l'évolution du grain de pollen ou de la paroi, et plus particulièrement à l'évolution de leur chondriome.

Enfin, nous avons mis en évidence une très curieuse évolution de la région suturale, caractérisée chez de nombreuses espèces par : le dédoublement de l'épiderme, l'allongement ou le dédoublement des cellules sous-épidermiques, et l'apparition, plus tard, dans la région sous-épidermique, d'une plage oxalifère. Nous avons montré comment cette structure particulière favorise la débiscence et nous avons tenté de l'expliquer par une hypothèse au moins provisoire.

C'est donc surtout la contribution que nous apportons à l'étude du tapis staminal qui nous paraît intéressante. Déjà nous avons pu vérifier que, dans quelques autres familles végétales, le même cycle de phénomènes se retrouve. De nouvelles recherches, du point de vue histologique et du point de vue physiologique, nous permettront sans doute de préciser et d'étendre nos connaissances sur cet intéressant problème qu'est celui de la nutrition des cellules sexuelles.

---



## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

---

1. BEER : On the development of the pollen grain and anther of some Onagracæ: *Beih. z. Bot. Centralbl.*, **19**, 1905, p. 286.
2. BINFORD : Sporangium of *Lygodium*. *Botan. Gaz.*, **44**, 1907, p. 214.
3. BONNET (J.) : Recherches sur l'évolution des cellules nourricières du pollen chez les Angiospermes. *Archiv für Zellforschung*, 7. Band, 4. Heft, p. 605-722, 1912.
4. BURLINGAME : The sporangium of the Ophioglossales. *Bot. Gaz.*, **44**, 1907, p. 34.
5. CHAMBERLAIN : Contribution to the life history of *Salix*. *Bot. Gaz.*, **23**, 1897, p. 150.
6. CHAMPY : Recherches sur l'absorption intestinale et le rôle des mitochondries dans l'absorption et la sécrétion. *Arch. Anat. microscop.*, **13**, 1911-1912, p. 55.
7. CHATIN (A.) : *De l'Anthère*. Paris, 1870.
8. COULTER et CHAMBERLAIN : *Morphology of Angiosperms*. New York and London, 1903.
9. COULTER : Contribution to the life history of *Ranunculus*. *Botan. Gaz.*, **25**, 1898, p. 73.
10. COKER : On the gametophytes and Embryo of *Taxodium*. *Botan. Gaz.*, **36**, 1903.
11. DANGEARD : Sur la nature du chondriome et son rôle dans la cellule. *C. R.*, **166**, p. 439, 1918.
12. VON DERSCHAU : Ueber Analogie pflanzlicher und tierischer Zellstrukturen. *Beih. z. Bot. Centralbl.*, **22**, 1907.
13. ENGLER : Beiträge zur Kenntnis der Antherenbildung der Metaspermen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, **10**, 1876, p. 275.
14. ERRERA, MAISTRIAU, CLAUTRIAU : Premières recherches sur la localisation et la signification des alcaloïdes dans les plantes. *Rec. Inst. Bot. ERRERA*, **2**, 147-183, 1906.
15. FRYE : Development of the pollen in some Asclepiadacæ. *Bot. Gaz.*, **32**, 1901, p. 324.
16. GATES : Pollen development in hybrids of *Oenothera laticarpa* × *O. Lamarckiana* and its relation to mutation. *Bot. Gaz.*, **43**, 1907, p. 81.
17. GEERTS : Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarckiana*. *Recueil des travaux botaniques néerlandais*, **5**, 1909.
18. GEBEL : *Organographie der Pflanzen*, Jena, 1901.
19. GOLINSKI : Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Androcæums der Gräser. *Botan. Centralbl.*, **55**, p. 1-17, 65-72, 129-131, 1893.

20. GUÉRIN : Développement de l'anthère et du pollen des Labiées. *C. R.*, **168**, 1919, p. 182.
21. GUIGNARD : Recherches sur le développement de l'anthère et du pollen des Orchidées. *Ann. Sc. nat. (Bot.)*, 6<sup>e</sup> s., **14**, 1882.
22. — Nouvelles études sur la fécondation. *Ann. Sc. nat. (Bot.)*, 7<sup>e</sup> s., **14**, 1891.
23. GUIGNARD : Les centres cinétiques chez les végétaux. *Ann. Sc. nat. (Bot.)*, 8<sup>e</sup> s., **6**, 1898, p. 177.
24. GUILLIERMOND : Recherches cytologiques sur le mode de formation de l'amidon et sur les plastes des végétaux. *Arch. Anat. microsc.*, **14**, 1912-1913, p. 309.
25. — Métachromatine et composés phénoliques de la cellule végétale. *C. R.*, **166**, 1918, p. 958.
26. — Observations vitales sur le chondriome des végétaux et recherches sur l'origine des chromoplastides et le mode de formation des pigments xanthophylliens et carotiniens. *Rev. gén. Bot.*, **31**, 1919, p. 372.
27. — Sur l'évolution du chondriome pendant la formation des grains de pollen de *Lilium candidum*. *C. R.*, **170**, 1920, p. 1003.
28. HOFMEISTER (W.). Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. *Jahrb.-f. wiss. Bot.*, **1**, 82-188, 1865.
29. HOLLANDE : Enrichissement du liquide fixateur de Bouin en acide picrique, par addition d'acétate neutre de cuivre. *C. R. Soc. Biol.*, **21**, 1919, p. 17.
30. KUNDT : Die Entwicklung der Micro und Macrosporangien von *Salvinia natans*. *Beih. z. Bot. Centralbl.*, **28**, 1911.
31. LAND : Spermatogenesis and oogenesis in *Ephedra trifurca*. *Botan. Gaz.*, **38**, 1904, p. 1.
32. LANGERON : *Précis de microscopie* (2<sup>e</sup> éd.). Masson, éditeur, Paris.
33. LAWSON : Some observations on the development of the karyokinetic spindle in the pollen mother cells of *Cobæa scandens*. *Proceed. of the California Acad. of Sc.*, **3**, 1898.
34. LECLERC DU SABLON : Structure et déhiscence des anthères. *Ann. Sc. nat. (Bot.)*, 7<sup>e</sup> s., t. I, 1885.
35. LEWITSKY : Ueber die Chondriosomen in pflanzlicher Zellen. *Ber. d. deutsch. Bot. Gesell.*, **28**, 1911, p. 538.
36. LION (FLORENCE MAY) : A contribution to the life history of *Euphorbia corollata*. *Bot. Gaz.*, **25**, 1898, p. 418.
37. MASCRÉ : Sur le rôle de l'assise nourricière du pollen. *C. R.*, **168**, p. 112, 1919.
38. — Nouvelles remarques sur le rôle de l'assise nourricière du pollen. *C. R.*, **162**, 1919, p. 1214.
39. MERRELL : A contribution to the life history of *Silphium*. *Bot. Gaz.*, **29**, 1900, p. 99.
40. MEVES : Ueber das Vorkommen von Mitochondrien bzw. Chondromiten in Pflanzenzellen. *Ber. d. deutsch. Bot. Ges.*, **22**, 1904.
41. MOLLE : Recherches de microchimie comparée sur la localisation des alcaloïdes dans les Solanacées. *Recueil Institut bot. Errera*, **2**, 1906, p. 241-336.
42. NAGELI (C.) : *Zur Entwicklungsgeschichte des Pollens*. Zurich, 1842.
43. ORMAN : Recherches sur les différenciations cytoplasmiques chez les végétaux. *La Cellule*, **28**, 1913, p. 365.
44. REGAUD : Sur la structure des tubes séminifères et sur la spermatogénèse chez les Mammifères. *Arch. d'Anat. microsc.*, **11**, 1909-1910, p. 291.

45. ROSENBERG : Physiologische cytologische Untersuchungen über *Drosera rotundifolia*. *Inaug. Dissert.*, Uppsala, 1899.
  46. — Ueber die Pollenbildung von *Zostera*. *Meddel. Stockholms, Högsk. Bot. Inst.*, 1901.
  47. DE ROUVILLE : *Technique microscopique*. Vigot, éditeur, Paris, 1913.
  48. SERVETTAZ : Monographie de Eléagnacées. *Beih. Bot. Centralbl.*, **25**, 1909.
  49. SCHAFFNER : The development of the stamens and carpels of *Typha latifolia*. *Bot. Gaz.*, **24**, 1897, p. 92.
  50. SHUMAKER : On the development of *Hamamelis virginiana*. *Bot. Gaz.*, **39**, 1905, p. 248.
  51. SHATTUCK : Morphology of *Ulmus americana*. *Bot. Gaz.*, **40**, 1905, p. 209.
  52. SHREVE : Développement et anatomie du *Sarracenia purpurea*. *Bot. Gaz.*, **42**, 1906, 2, p. 107.
  53. SMITH (F. GRACE) : Morphology of the trunk and development of the microsporangium of Cycads. *Bot. Gaz.*, **43**, 1907, p. 187.
  54. STRASBURGER : *Zellbildung und Zelltheilung*. Jena, 1880.
  55. — Ueber den Teilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältniss der Kerntheilung zur Zellteilung. *Arch. f. mikr. Anat.*, **21**, 1882.
  56. TISCHLER : Ueber die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei *Ribes-Hybriden*. *Jahrb. für wissensch. Botanik* (Pringsheim) **42**, 1905-1906, p. 545.
  57. — Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. *Arch. für Zellforschung*, **1**, 1902, p. 83.
  58. WARMING (E.) : Untersuchungen über pollenbildende Phyllode und Kaulome. *Hanstein's Bot. Abhandl.*, **2**, 1, 90, 1873.
  59. WEBB : Morphologic. Study of the flower and embryo of *Spiræa*. *Bot. Gaz.*, **33**, 1902, p. 151.
  60. WEGAND : The development of microsporangia and microspores in *Convallaria* and *Potamogeton*. *Botan. Gaz.*, **28**, 1899, p. 328.
  61. WINCKLER (H.) : Über Parthenogenesis bei *Wickstroemia indica*. *Botanische Untersuchungen aus Buitenzorg*, II, 7, 1906.
  62. WYLIE : The morphology of *Elodea canadensis*. *Botan. Gaz.*, **37**, 1904, p. 1.
-



# TABLE DES MATIÈRES

---

|                        | Pages. |
|------------------------|--------|
| INTRODUCTION . . . . . | 1      |

## PREMIÈRE PARTIE

|                               |    |
|-------------------------------|----|
| TECHNIQUE . . . . .           | 7  |
| PARTIE DESCRIPTIVE . . . . .  | 13 |
| <i>Atropa</i> . . . . .       | 13 |
| <i>Datura</i> . . . . .       | 23 |
| <i>Nicandra</i> . . . . .     | 32 |
| <i>Lycium</i> . . . . .       | 34 |
| <i>Capsicum</i> . . . . .     | 35 |
| <i>Physalis</i> . . . . .     | 35 |
| <i>Solanum</i> . . . . .      | 36 |
| <i>Lycopersicum</i> . . . . . | 41 |
| <i>Hyoscyamus</i> . . . . .   | 44 |
| <i>Scopolia</i> . . . . .     | 47 |
| <i>Nicotiana</i> . . . . .    | 47 |
| <i>Cestrum</i> . . . . .      | 52 |
| <i>Petunia</i> . . . . .      | 52 |
| <i>Salpiglossis</i> . . . . . | 54 |

## DEUXIÈME PARTIE

|                                                              |    |
|--------------------------------------------------------------|----|
| CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES . . . . .                           | 57 |
| Les trois phases de l'évolution du tapis . . . . .           | 57 |
| Origine et différenciation de l'assise nourricière . . . . . | 59 |
| Le tapis adulte . . . . .                                    | 76 |
| Dégénérescence du tapis . . . . .                            | 82 |
| Nature sécrétrice du tapis des Solanacées . . . . .          | 87 |
| Le Pollen . . . . .                                          | 89 |
| Les parois staminales . . . . .                              | 89 |
| Région suturale. Déhiscence de l'étamine . . . . .           | 90 |
| CONCLUSIONS . . . . .                                        | 93 |
| INDEX BIBLIOGRAPHIQUE . . . . .                              | 97 |



# DEUXIÈME THÈSE

---

## PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

HISTOLOGIE. — Le chondriome et son rôle dans la spermatogénèse.

CHIMIE BIOLOGIQUE. — L'urée chez les végétaux. Son rôle physiologique.

Vu et approuvé : Paris, le 11 mars 1921.

*Le Doyen de la Faculté des Sciences,*  
M. MOLLIARD.

Vu et permis d'imprimer :

*Le Recteur de l'Académie de Paris,*  
P. APPELL.





